И. И. Шмальгаузен

Кибернетические вопросы биологии

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ИНСТИТУТ
МАТЕМАТИКИ

ИНСТИТУТ
ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

КИБЕРНЕТИКА В МОНОГРАФИЯХ

4



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК — 1968

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ МАТЕМАТИКИ
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

И. И. Шмальгаузен

КИБЕРНЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ

Под общей редакцией
Р. Л. Берг и А. А. Ляпунова



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК — 1968

УДК 570+575.41
519.95

Иван Иванович Шмальгаузен (1884—1963) — один из самых крупных биологов-эволюционистов нашего века. Круг его научных интересов был чрезвычайно широк: общие основы эволюционного учения, сравнительная морфология животных, происхождение наземных позвоночных, эмбриология и феногенетика, а в последний период кибернетические вопросы биологии. Однако основной стержень всего его научного творчества — выяснение внутренних механизмов эволюционного процесса и раскрытие основных черт функционирования этого механизма. Начав с детального изучения сравнительной анатомии животных, И. И. Шмальгаузен перешел к выявлению основных факторов эволюционного процесса и сопоставлению их роли. Далее он выделил основные типы естественного отбора и сформулировал при этом ставшую классической концепцию стабилизирующего отбора.

Вся его научная деятельность естественным образом привела его к вопросу о необходимости уяснения механизмов управления эволюционным процессом. В серии работ он проанализировал управляющие механизмы эволюционного процесса с позиций кибернетики и приступил к подготовке подытоживающей монографии по этому вопросу. К глубокому сожалению, ему не удалось довести эту монографию до конца.

В настоящей книге содержатся все опубликованные, а также подготовленные им при жизни к печати работы по кибернетическим вопросам биологии и вчерне законченные главы монографии. Эти труды имеют выдающееся значение как для биологии, так и для кибернетики. Их изучение, безусловно, необходимо всякому, кто собирается работать в области кибернетических проблем биологии.

2-10-2
404-67 (II-пол.)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Работы Ивана Ивановича Шмальгаузена (1884—1963), подводящие итог всей его научной деятельности, написаны на новом для биологов языке теории информации. Они являются крупным событием в истории науки. И. И. Шмальгаузен установил контакт между биологией и кибернетикой в той области науки о жизни, которая до него с позиций кибернетики никем не рассматривалась. И. И. Шмальгаузен первым в мире рассмотрел эволюцию органического мира с позиций теории информации. Он развил взгляд на эволюцию как на регулируемый процесс. Тот процесс регуляции, который завершается изменением представителей того или иного вида живых существ, и притом изменением гармоническим, и который называется эволюцией, протекает на надорганизменном уровне организации живого — в биогеоценозе. Биогеоценоз выступает по отношению ко всем составляющим его популяциям видов как управляющее устройство. Контроль и регуляция взаимозависимостей популяций разных видов друг с другом и с неживыми компонентами биогеоценоза совершаются через отбор, или дифференциальное участие особей в воспроизведении следующего поколения. Гибель, полное или частичное устранение от размножения всех, кто не может выполнять биогеохимическую функцию, поддерживает устойчивость процессов циркуляции вещества и энергии в биогеоценозе и вместе с тем обеспечивает эволюцию отдельных видов. Эволюция является побочным, но неизбежным результатом поддержания устойчивости системы высшего, по отношению к организму, ранга. Отбор, осуществляя контроль и регуляцию, т. е. поддерживая стационарное состояние биогеоценоза, тем самым становится движущим фактором эволюции вида и обеспечивает не просто изменение вида как системы, которое могло бы привести ее к разрушению, а переход системы из одного гармонического (устойчивого по принципу регулирования) состояния в другое гармоническое состояние. Выделив на этом уровне целостный объект, в котором протекает процесс циркуляции информации и имеется управляющее устройство и управляемый объект, каналы прямой и обратной связи, генераторы помех и самонастраивающиеся устройства, И. И. Шмальгаузен способствовал развитию идеи целостности биологических систем.

Одна из основных задач кибернетики — раскрыть механизм поддержания целостности сложных систем в условиях динамического режима — стояла в центре внимания И. И. Шмальгаузена всегда. Его книга, посвященная факторам индивидуального развития особи, носит название «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии». Она выдержала два издания — в 1938 и 1942 гг. В 1964 г. вышла в свет книга И. И. Шмальгаузена «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии», подводящая итог современным представлениям о регуляции индивидуального развития особи. Эта работа, в сущности, так

же, как и публикуемые в сборнике статьи, относится к биокибернетике. Развитие особи рассматривается в ней как процесс самонастройки, основанный на сложной системе регуляции по принципу обратной связи.

И. И. Шмальгаузен показал, что множественное регулирование по принципу обратной связи, или самонастройка развивающегося организма, лежит в основе поддержания устойчивого состояния, обеспечивает сохранение устойчивости процесса развития при нерегулярно меняющихся внешних условиях, обеспечивает надежность достижения результата развития в регулярно меняющихся условиях среды. Самонастройка составляет основу приспособленности организма к среде и взаимного приспособления органов друг к другу. Но она же составляет и основу приспособляемости, правда, на другом — надорганизменном — уровне организации жизни.

Уже в книгах, посвященных эмбриональному развитию особи, И. И. Шмальгаузен не только показал существование регуляторных механизмов индивидуального развития, но и раскрыл, как эти регуляции возникают в эволюции. В 1939 г. И. И. Шмальгаузен опубликовал книгу «Пути и закономерности эволюционного процесса», в 1946 г. вышла в свет его книга «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора». Обе эти книги специально посвящены возникновению регуляторных механизмов в эволюции. И. И. Шмальгаузен вскрыл, каким образом отбор, способствуя образованию регуляторных механизмов индивидуального развития, меняет характер развития и создает устойчивые формы, остающиеся неизменными при неизменных условиях среды и способные изменяться, как только условия среды изменились. Целостность организма, согласно этой концепции, является одновременно условием сохранения устойчивости и предпосылкой преобразования. Само преобразование, т. е. создание новой наследственной программы, осуществляется с помощью сил, оперирующих уже на уровне множества особей — в биогеоценозе и на больших отрезках времени, выходящих за рамки жизни особи в процессе смены поколений.

Вклад И. И. Шмальгаузена в науку не исчерпывается изучением основных движущих сил эволюции и установлением путей и закономерностей эволюционного процесса. На его долю выпало воплотить основную идею века и перебросить мост между наукой девятнадцатого века и наукой сегодняшнего дня.

Эволюционная идея зародилась и развилась в девятнадцатом веке в качестве оппозиции представлению о неизменности мира, но своего апогея она достигла в нашем столетии, и ее поистине можно считать детищем двадцатого века. Только в двадцатом веке с развитем генетики стали ясны взаимоотношения между изменчивостью и эволюцией, и принцип отбора получил экспериментальное и математическое обоснование.

В прошлом веке идея неизменности органического мира нашла своего яркого выразителя в лице Ж. Кювье. Но такова диалектика познания, что полное обоснование какой-либо идеи завершается в рамках самой системы доказательств рождением противоположной идеи. Создатель научной теории неизменности видов Кювье может быть с полным правом назван одним из творцов эволюционной идеи. Именно ему принадлежит мысль о смене фаун и флор, о вымирании целых больших групп животных, исчезнувший облик которых он воссоздавал с таким успехом. Вызывая к жизни вымершие формы, предсказывая находки ископаемых, Кювье исходил из своей теории постоянства и неизменности видов и ее двух основных принципов — принципа корреляций и принципа условий существования. Неизменность вида входила, согласно Кювье, в организованность, упорядоченность природы. Его теорию катастроф, или смен

фаун и флор, в данной ограниченной области можно назвать теорией эволюции при неизменности видов, теорией нарушения гармонии природы только в результате катастрофических событий общеземного масштаба.

Теория типов, теория гармонии природы и теория неизменности видов прекрасно согласовались друг с другом и составляли фундамент естествознания первой половины девятнадцатого века. Познавательная ценность этих представлений об устойчивости органического мира была огромна. Представление о неизменности видов легло в основу их классификации. Теория типов позволяла делать прогнозы.

Способность видов меняться, приспосабливаясь к новым условиям, была неизвестна. То, что виды меняются, не знали, но что такое вид, знали отлично. Гениальная эволюционная идея Ламарка, на полстолетия опередившего свое время, не нашла отклика отчасти потому, что, ополчившись на постоянство вида, он направил свою полемику и против его реальности. Ч. Дарвин впервые обосновал эволюцию и убедил своих современников именно потому, что он сочетал признание реальности вида с научной теорией его изменяемости. Совершенно не случайно основной труд Дарвина озаглавлен: «Происхождение видов путем естественного отбора». В двадцатом веке идею гармонии природы сменила идея эволюции. Познание принципов эволюции, самого механизма преобразования, проникновение статистического способа мышления в биологию и ясное понимание длительности геологического времени завершилось созданием Дарвином стройной эволюционной теории. Принцип гармонии природы, теория типов и представление об устойчивости вида отодвинулись в сознании людей на задний план, а многим казались опровергнутыми. С течением времени, однако, полное обоснование эволюционной идеи породило свою противоположность. В науке двадцатого века вновь возродилась идея устойчивости. И с тем же благородным рвением, с каким человеческая мысль разрушала теорию типов и теорию неизменности видов, она устремилась на поиски механизмов поддержания устойчивости.

В 1928 г. один из самых могучих умов века В. И. Вернадский говорил: «В геохимическом аспекте, входя как часть в мало изменяющуюся, колеблющуюся около неизменного среднего состояния биосферу, жизнь, взятая как целое, представляется устойчивой и неизменной в геологическом времени». Подчеркнув резкое изменение форм жизни, исчезновение одних видов и появление других, В. И. Вернадский, однако, пишет: *«В сложной организованности биосферы происходили в пределах живого вещества только перегруппировки химических элементов, а не коренные изменения их состава и количества* — перегруппировки, не отражавшиеся на постоянстве и неизменности геологических — в данном случае геохимических — процессов, в которых эти живые вещества принимали участие. Это новый факт огромной научной значимости, вносимый в биологию геохимическим изучением жизни» (курсив В. И. Вернадского). Указав на различие в темпах эволюции разных видов, В. И. Вернадский говорит: «Устойчивость видовых форм в течение миллионов лет, миллионов поколений, может быть, даже составляет самую характерную черту живых форм, заслуживающую глубокого внимания биолога. Вероятно, мы видим в этих чисто биологических явлениях проявление той же неизменности жизни в основном своем бытии на всем протяжении геологической истории, какую в другой форме вскрывает нам ее положение в структуре биосферы.

Мне кажется, эти **явления устойчивости видов заслуживают более серьезного внимания биолога**, чем это сейчас имеет место».

Говоря об изменении всего научного мировоззрения ученых за последние 70 лет, прошедших со времени выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина, В. И. Вернадский пишет: «Эволюция видов заняла центральное место в этом мировоззрении, привлекла к себе внимание до такой степени, что затемнила другие, не менее, если не более, важные биологические явления» *.

Постоянство запаса веществ, которые могут быть использованы в процессах жизнедеятельности, а также постоянство потока солнечной энергии, по-видимому, однозначно определяет интегральные рамки жизненных процессов. Эволюция живых форм определяется борьбой между различными индивидуумами и их сообществами разных уровней за возможность использования определенной доли этих благ. В таком виде В. И. Вернадский сумел раскрыть на уровне биосферы в целом взаимодействие эволюционного процесса и идеи устойчивости живой природы. Однако в рамках самой биологии эти определяющие концепции — константности и историзма — были разобщены вплоть до работ И. И. Шмальгаузена.

Можно без преувеличения сказать, что *само изменение подчинено подчас сохранению неизменного состояния. Неизменность в главном* только и может быть достигнута путем изменения частностей. Это касается как смены фаун и флор в качестве механизма, сохраняющего неизменность геохимических функций живого вещества биосферы, что имел в виду В. И. Вернадский, так и изменения вида, поддерживающего на неизменном уровне его роль в биогенной миграции атомов.

В 1938 г. И. И. Шмальгаузен выступил со своей знаменитой теорией стабилизирующего отбора **

В 1946 г. вышла в свет книга И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора». Согласно этой теории, отбор не только преобразует данный вид организмов, но и способствует стабилизации уже достигнутых приспособлений.

Преимущественное участие в воспроизведении следующего поколения особей, отличающихся от нормы, ведет к преобразованию вида. В этом случае выступает на сцену отбор в его преобразующей форме.

Гибель всех, кто отличается от нормы, кто изменился в ответ на преходящие стимулы или реагировал на случайные колебания в условиях существования, ведет к стабилизации вида. Стабилизация касается при этом только конечного результата развития, который остался неизменным. Перед нами стабилизирующая форма отбора. Само развитие меняется. Повышается роль внутренних факторов развития по сравнению с внешними, на место внешних стимулов становятся внутренние управляющие механизмы развития. Усиливается генный контроль развития. Организмы становятся независимыми от случайных колебаний в факторах среды, они полнее и лучше могут использовать среду в процессе своей жизнедеятельности. Как эмбриональное развитие особи, так и ее жизнедеятельность во всех проявлениях, начиная от длительности разных фаз жизненного цикла и кончая поведением, защищены высоким порогом реагирования от неблагоприятных воздействий среды. В основе неизменности конечного результата развития, надежности функционирования лежат механизмы, поддерживающие постоянство внутренней

---

* В. И. Вернадский. Эволюция видов и живое вещество. «Природа». 1928, № 3, стр. 227—250; Избранные сочинения, т. V, стр. 238—251. М., Изд-во АН СССР, 1960.

** И. И. Шмальгаузен. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Изд-во АН СССР, 1939; Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Изд-во АН СССР, 1938. 1942.

среды, множественное обеспечение развития органов, способность тканей и органов реагировать по принципу «все или ничего», способность организма в целом отыскивать подходящие условия среды и подготавливаться заранее к наступлению или уходить от неблагоприятных условий.

У высших представителей животного царства достигается постоянство ионного состава плазмы крови и температуры тела. На генном уровне работают такие механизмы, как полигенная обусловленность признака — полимерия. У диплоидных и полиплоидных организмов к ней присоединяется доминирование одного аллеломорфа над другим. Уже одного гена достаточно, чтобы вызвать развитие нормального признака, а между тем в каждой клетке диплоидного организма их два, а у полиплоидного — еще больше. Политенизация хромосом и увеличение числа наборов хромосом в соматических клетках относятся к той же категории множественного обеспечения конечного результата развития, что и полимерия. Вторичный переход одной или части хромосом от диплоидного к гаплоидному состоянию у самцов двукрылых насекомых, клопов, некоторых рыб и у млекопитающих, включая человека, сопровождается компенсацией дозы генов со стороны других генов хромосомного набора. Полимерия, диплоидность и полиплоидия, политения и компенсация дозы гена защищают организм от помех, возникающих в процессе его собственного развития и унаследованных им от родителей. Мутации, возникающие в половых и в соматических клетках, чтобы осуществить свое действие, должны пробиться через заслон множественного генного обеспечения.

Не только неизменность конечного результата развития, но и характер реакции на воздействие среды носит ярко выраженный регуляторный характер. Внешние стимулы преобразуются организацией живого в сигналы и взаимодействие со средой приобретает характер обмена информации, т. е. передачи кодовых знаков. Подчас пусковым механизмом служит одно воздействие среды, а возникающие структуры или функции служат защитой совсем от других воздействий среды. Не холод — причина осеннего сбрасывания листьев многолетними растениями высоких широт, отлета птиц, линьки птиц и зверей, не засуха — причина сбрасывания листьев растениями засушливого климата, не запах заставляет пчел — сборщиц нектара — выбирать правильный путь к растению-медоносу. Во многих случаях сигналом наступающих перемен, к которым надлежит приспособиться, служит изменение длины дня. Реакция многих тканей органов осуществляется по принципу «все или ничего», в некоторых случаях воздействия среды носят характер пускового механизма и вся специфичность реакции, включая ее количественное выражение, всецело определяется природой реагирующего материала. Сама реакция становится защитой от помех, исходящих извне и изнутри. Охранительным механизмом служит поведение животного и реакции на среду растений. Согласование ритмов жизнедеятельности с сезонными и суточными изменениями сред достигается в некоторых случаях с помощью биологических часов, имеющих внутренний завод.

Интуиция, вся сфера подсознательного, весь врожденный компонент поведения (включающий безусловные рефлексы и инстинкты) относится к сфере внутренней регуляции поведения, носит охранительный характер и в конечном счете служит поддержанию устойчивости системы. Независимым может стать в процессе эволюции не только формообразование организма как целого или отдельных систем органов по отношению к среде, но и рост отдельных органов по отношению друг к другу. Эту независимость роста И. И. Шмальгаузен обнаружил, когда в двадцатые годы сравнивал количественные показатели или константы роста разных органов эмбриона. Он выделил три константы: начальный размер ткани,

ставшей на путь специфической дифференцировки и положившей начало развитию органа, скорость роста и продолжительность роста. Выяснилось, что рост разных органов отличается по всем этим показателям. Эту независимость констант роста разных органов И. И. Шмальгаузен назвал гетерономным ростом.

Независимость частей системы друг от друга — частное проявление стабильности. Независимость частей ярко выявляет себя в эмбриональном развитии животных с мозаичным типом эмбриогенеза, она видна на примере независимости размеров цветков у тех растений, пыльца которых переносится каким-нибудь одним видом насекомых. Независимость частей сказывается в функционировании мозга, в полях действия и независимом друг от друга мутировании генов. Независимость генотипа от фенотипа — такой же закон органической материи, как независимость атомарной структуры от молекулярной — всей материи без исключения.

Закон ненаследования признаков, приобретенных организмом в индивидуальном развитии, основан на отсутствии обратной связи от фенотипа к генотипу.

Независимость — это такое же фундаментальное явление природы, как и наличие взаимозависимости.

Попытки рассмотреть возникновение независимости в процессе эволюции с помощью отбора делались неоднократно. Наиболее ярко в истории науки нашего века выделяются две из них — теории орнитолога Ллойда Моргана и биоматематика Р. Фишера. Ни одна из них не поднимается до уровня общей теории стабилизации, будучи применена к ограниченной области явлений. Л. Морган в самом начале века, задумываясь над взаимоотношением привычки и инстинкта у птиц, выдвинул гипотезу, что приобретенная реакция на среду, или привычка, в процессе смены поколений может стать врожденным компонентом поведения, или инстинктом, в результате отбора мутаций, совпадающих по своему фенотипическому выражению с привычкой, приобретенной в течение жизни особи. Эту форму отбора Л. Морган назвал совпадающим отбором. Одновременно аналогичные идеи были высказаны палеонтологом Осборном и эмбриологом Болдуином. Осборн говорил об органическом отборе, как о механизме включения первоначально ненаследственных признаков в процесс эволюции, Болдуин назвал то же явление гармоническим отбором.

В конце двадцатых годов Р. Фишер выступил со своей знаменитой теорией эволюции доминантности путем естественного отбора генов модификаторов, блокирующих проявление мутантного признака у гетерозигот.

В лице Холдена, Райта, Меллера, Пленкетта, Харланда, Гексли теория Фишера нашла множество приверженцев и вместе с тем подверглась жесточайшей критике. Как эксперименты, так и теоретический анализ показали, что возникновение доминирования одного аллеломорфа над другим идет не путем отбора модификаторов, приближающих фенотип гетерозиготы к норме, хотя такое изменение в лабораторных условиях и возможно, а совершается в эволюции гораздо менее специфическим путем в результате повышения общей стабильности онтогенеза. Побочным продуктом общего повышения надежности формообразования является доминирование нормального фенотипа над мутантным. Доминирование стали рассматривать как проявление общей помехоустойчивости организма. Были созданы лабораторные модели эволюции доминантности в результате искусственного отбора. М. И. Камшилов и Д. М. Шифрин — сотрудники лаборатории феногенеза Института эволюционной морфологии животных имени А. Н. Северцова, которую возглавлял И. И. Шмаль-

гаузен,— внесли большой вклад в разработку теории эволюции доминантности методом искусственного отбора. Теория эволюции доминантности стала преддверием общей теории стабилизирующего отбора. Теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена впервые охватила все случаи независимости, будь то эмбриогенез или течение физиологических реакций, сезонные ритмы жизнедеятельности или поведение, и дала их возникновению в эволюции единое истолкование. В качестве частной теории стабилизации в теорию стабилизилирующего отбора оказалась включенной теория эволюции доминантности Р. Фишера.

Другим частным приложением теории стабилизирующего отбора явилась теория наследственного закрепления первоначально ненаследственных изменений организма или модификаций.

На рубеже столетий к роли ненаследственной изменчивости в эволюции относились с живейшим вниманием. Гипотезы Л. Моргана, Осборна и Болдуина были как раз вызваны этим интересом. Может ли первоначально ненаследственное изменение, возникающее заново в каждом поколении, стать с течением времени врожденным при условии, что признаки, приобретенные в индивидуальном развитии, не наследуются? Так был поставлен вопрос, и положительный ответ на него был дан в рамках теории отбора.

Успехи генетики отодвинули всю проблему на задний план. Только в тридцатых годах нашего века вопрос был снова поставлен на этот раз генетиком-эволюционистом В. С. Кирпичниковым, зоологом Е. И. Лукиным и экологом Г. Ф. Гаузе. Для объяснения механизма наследственного закрепления отдельных признаков были привлечены специфические механизмы совпадающего или косвенного отбора. В Англии сходные взгляды о соотношении наследственной и ненаследственной изменчивости высказал К. Уоддингтон. И. И. Шмальгаузен подошел к вопросу о наследственном закреплении в нисходящем ряду поколений изменений, возникших в индивидуальной жизни, с более широких позиций. Согласно Шмальгаузену, наследственное закрепление модификаций — следствие общей стабилизации формообразования, общего повышения надежности регуляторных механизмов. С теорией совпадающего и косвенного отбора произошла та же история, что и с теорией эволюции доминантности. Обе они оказались включенными в теорию стабилизирующего отбора как ее частные принципы, приложимые к отдельным явлениям.

Теория стабилизирующего отбора представляет собой всеобъемлющее истолкование возникновения независимости, устойчивости, стабильности органических форм в эволюции.

Всю проблему независимости И. И. Шмальгаузен разработал в неразрывной связи с интегрирующими механизмами индивидуального развития, углубив и развив принцип корреляций Кювье. Возникновение независимости, устойчивости индивидуального развития в эволюции сопровождается образованием механизмов, управляющих жизнедеятельностью, включая дифференциацию и рост зародыша.

«В развивающемся организме формообразовательные системы достигают большой сложности и в значительной мере взаимодействуют между собой. В этих взаимодействиях осуществляется взаимный контроль и регуляция развития всего организма в целом»,— писал И. И. Шмальгаузен в книге «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (М., «Наука», 1964, стр. 125).

Внутренние связи определяют преемственность организации и точность ее воспроизведения. Это утверждение И. И. Шмальгаузена стоит в строгом соответствии с принципом корреляций Кювье. Однако Шмальгаузен в отличие от Кювье показывает, как внутренние связи частей

становятся не только необходимыми факторами саморазвития организма, поддерживающими неизменность конечного результата развития, но сами становятся предпосылкой эволюционных преобразований.

Стабилизирующий отбор не только не кладет запрет на дальнейшую эволюцию, но способствует ускорению ее темпа. Ускорение эволюции, зависящее от стабилизирующего отбора, коренится в самом интимном механизме эволюционных преобразований. Стабильная структура не подвержена модифицирующему влиянию среды. Ее изменчивость, подхватываемая преобразующим отбором, носит преимущественно наследственный характер. Преобразующий отбор использует в своей деятельности то, что достигнуто стабилизирующим отбором,— высокую наследуемость тех уклонений от нормы, которые вызваны изменением генотипа. Эмбриологические работы И. И. Шмальгаузена показали, что наиболее быстро эволюционируют те структуры, которые в процессе развития зародыша наиболее независимы от остальных частей организма. Их независимость сказывается в их гетерономном росте. Зависимость структур друг от друга выражается, в частности, в появлении в эмбриональном развитии закладок органов, исчезнувших у взрослой особи. Это так называемое явление рекапитуляции предковых состояний является показателем консерватизма тех структур, которые вовлечены в рекапитуляцию. Органы, отличающиеся независимым ростом, в рекапитуляции не вовлечены. Для них следы филогенеза в онтогенезе отсутствуют. Их эволюция приняла характер новообразования, и они нацело порвали с традициями. Их онтогенез перестал быть летописью филогенеза. Преобразования этих органов сопутствовали историческому развитию наиболее быстро меняющихся форм. Таковы нервная система и кожные покровы с их защитными образованиями — перьями и волосяным покровом. Ускорение темпа эволюции коснулось их в наибольшей степени.

Идея ускорения эволюции наиболее стабильных структур явилась высшей точкой синтеза идеи устойчивости и идеи эволюции.

И. И. Шмальгаузен указал на всеобщность явления регуляции в органическом мире. Он показал, что явления регуляции осуществляются на всех уровнях организации живого. Регуляции входят как нормальное условие функционирования всех живых систем в жизнь органоидов клетки, клетки как целого, ткани, органа, системы органов и организма как целого.

«Она (обратная связь) во многих случаях еще недостаточно изучена, и сделанные нами выводы имеют скорее характер логического заключения. Детальное изучение обратной связи является поэтому насущной задачей современной экспериментальной эмбриологии»,— пишет И. И. Шмальгаузен в упомянутой выше книге (стр. 127—128).

Регуляции по принципу обратной связи присущи системам надорганизменного уровня — популяции, виду как системе и биогеоценозу. В системах, включающих организм как подчиненный элемент системы, регуляции осуществляются путем дифференциального участия особей в воспроизведении следующего поколения, т. е. через отбор. Принцип регулирования везде один и тот же — управление с обратной связью. В биогеоценозе связь среды и генотипа особей осуществляется через отбор наиболее приспособленных. Отбор выступает как механизм, ответственный в конечном счете за усложнение и усовершенствование самого хранилища наследственной информации и за согласование его работы со сложными изменчивыми условиями жизни каждого живого существа. Программа развития не только функционирует, но и создается по принципу обратной связи. И. И. Шмальгаузен не ограничился тем, что

вскрыл всеобщность принципа обратной связи на всех уровнях организации жизни, начиная с молекулярного и кончая организмом как системой. Ему принадлежит заслуга рассмотрения этого принципа на тех уровнях организации живого, которые включают организм как свою подчиненную часть. Это популяционный и биоценотический уровень организации жизни. Сама эволюция предстала перед нами как процесс, регулируемый по принципу обратной связи; И. И. Шмальгаузен выделил тот целостный объект, в котором протекают явления регуляции, связанные с эволюционным преобразованием вида,— биогеоценоз, включающий совокупность живых организмов, заселяющих замкнутое пространство, и неорганический субстрат, используемый этими живыми существами в процессах жизнедеятельности и самовоспроизведения. Он указал и на главный регуляторный механизм эволюции — отбор в его преобразующей и стабилизирующей форме.

В статье «Интеграция биологических систем и их саморегуляция», напечатанной в этом сборнике, И. И. Шмальгаузен сформулировал новый для биологии принцип группового отбора и указал на роль соревнования целых популяций друг с другом по темпам и характеру эволюции в создании и поддержании целостности надорганизменных систем и в частности вида. Он указал на роль группового соревнования в изменении самого течения эволюционных процессов.

Переводя теорию Дарвина на язык кибернетики, И. И. Шмальгаузен показал, что само преобразование органических форм закономерно осуществляется в рамках относительно стабильного механизма, лежащего на биогеоценотическом уровне организации жизни и действующего по статистическому принципу. Это и есть высший синтез идеи эволюции органических форм с идеей устойчивости вида и идеей постоянства геохимической функции жизни в биосфере. Так воедино оказались слитыми и вместе с тем поднятыми на новый современный уровень концепции Кювье, Дарвина и Вернадского.

И. И. Шмальгаузен хотел написать книгу, посвященную тем вопросам биокибернетики, которые он изложил в виде отдельных статей на страницах нескольких биологических журналов. Он начал писать ее, но не успел закончить. Сборник содержит все, что было написано И. И. Шмальгаузеном по биокибернетике, включая неопубликованные главы книги, которые печатаются впервые.

30 июля 1966 г. **Р. Л. Берг, А. А. Ляпунов**

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ И ЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

С тех пор, как Э. Шредингер (Schrödinger,1945) использовал понятие информации для пояснения передачи наследственных свойств организма и сравнил линейное строение хромосом с зашифрованным кодом, это сравнение стало общепринятым. Однако, по-видимому, оно не нашло еще применения для объяснения эволюционных преобразований и, в частности, преобразования механизма передачи самого наследственного материала.

Между тем очевидно, что и механизм эволюции можно рассматривать с точки зрения кибернетики. Регулируемым объектом является при этом, несомненно, популяция как наименьшая эволюирующая единица. В роли регулятора выступает биогеоценоз. Популяция, входящая в состав данного биогеоценоза, связана с ним двумя каналами. Первый канал связи лежит на молекулярном уровне организации и служит для передачи наследственной информации от зиготы до первичных половых клеток зрелой особи. Второй канал связи лежит на уровне организации особи и служит для передачи обратной информации от фенотипов к биогеоценозу. Между этими двумя каналами вставлены механизмы преобразования, обеспечивающие связь между ними и замыкающие таким образом элементарный цикл эволюционных изменений.

Как устойчивость наследственного материала, так и его индивидуальность объясняются в настоящее время строением молекул ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты). Состав последних из двух параллельных сахарно-фосфатных цепей, соединенных между собой в каждом звене парой оснований (аденин с тимином или цитозин с гуанином), допускает продольное расщепление молекулы и последующее восстановление недостающего партнера. Определенное чередование двух пар оснований в двух возможных положениях дают при большом числе звеньев, исчисляемом тысячами, астрономические числа возможных комбинаций. Этим обеспечивается индивидуальность молекул ДНК, входящих в состав той или иной хромосомы. С точки зрения теории информации можно себе представить передачу любого сообщения путем чередования четырех только знаков — пар оснований молекулы ДНК, подобно тому как азбука Морзе пользуется также лишь четырьмя знаками (точка, тире, перерыв и двойной перерыв).

Вся наследственная информация передается от зиготы ко всем клеткам развивающегося организма посредством механизма клеточного деления. Хромосомы однако не только выступают в качестве носителя информации, записанной в виде условного кода. Они также активно регулируют внутриклеточный обмен веществ и контролируют через это все процессы индивидуального развития. В эти процессы, естественно, вовлекаются и плазменные субстанции, взаимодействующие с ядерными продуктами. Первоначальная дифференцировка зиготы идет на основе

организации плазмы, детерминированной еще в яичнике. Дальнейшее развитие определяется взаимодействием частей развивающегося организма в формообразовательных системах, которые имеют более или менее ярко выраженный регуляторный характер (гомеостат). Развитие идет и при участии внешних факторов, последние играют, однако, лишь роль необходимых условий развития. Они иногда выступают в качестве освобождающих факторов, но вся специфика формообразования определяется унаследованными нормами реакции. Всякое развитие особи есть по меньшей мере авторегуляция и в большей или меньшей мере приближается к автономному развитию. Во всех случаях формообразования оно индуцируется очень незначительным влиянием и реализуется в полной мере при превышении порогового уровня реактивности материала. Реакция ни в какой мере не пропорциональна формообразовательному воздействию. Она подготовлена заранее в виде известного запаса энергии внутри реагирующего материала. Такой характер индивидуального развития напоминает обычный метод преобразования информации с использованием специфических усилителей в механизмах автоматического управления.

Индивидуальное развитие организма и представляет типичный пример преобразования информации с переходом от одного условного кода к другому. Фенотип особи является также носителем информации. Однако последняя передается совершенно иными символами («признаками» организации) и реализуется иными средствами. Наследственная информация передается на молекулярном уровне организации хромосом и реализуется в процессах внутриклеточного обмена веществ. Преобразованная, обратная информация передается на уровне организации целой особи и реализуется в процессах жизнедеятельности, т. е. обмена веществ целой особи.

Весь смысл индивидуального развития состоит в преобразовании наследственной информации в систему жизненных связей организма с внешней средой.

Обратная информация передается через признаки фенотипа, которые одновременно позволяют контролировать эту организацию со стороны факторов биогеоценоза. Фенотипы особей данной популяции проходят в течение всего своего жизненного цикла непрерывную цепь контрольных испытаний в биогеоценозе. В результате такого испытания наступает либо элиминация на какой-либо стадии, либо переживание и оставление потомства, т. е. естественный отбор. Естественный отбор является механизмом преобразования обратной информации в биогеоценозе. Поскольку фенотипы правильно (в данных условиях) отражают свойства генотипов и одновременно служат носителями наследственной информации (в первичных половых клетках), вместе с отбором по фенотипам происходит и отбор генотипов. При оплодотворении наследственная информация двух апробированных особей объединяется в одной зиготе.

Следовательно, преобразование обратной информации в биогеоценозе начинается контролем фенотипов на уровне организации особи и кончается перестройкой наследственной информации в системе клетки (зиготы и продуктов ее деления). В результате регулируемая система-популяция получает управляющие сигналы от биогеоценоза через изменения структуры наследственного кода. Факторы биогеоценоза, таким образом, несомненно, управляют эволюцией, но только путем взаимодействия внешних и внутренних факторов в процессе естественного отбора.

Многие внешние факторы имеют, однако, значение объективно случайных событий, которые так или иначе воздействуют на указанные

процессы. Все такие случайные воздействия играют роль «помех», в большей или меньшей мере нарушающих передачу информации как по первому, внутриклеточному, каналу связи, так и по второму каналу обратной связи от особей к биогеоценозу. Помехи, нарушающие передачу наследственной информации, действуют в молекулярном масштабе. Их источником могут быть радиация, химические реагенты или резкие уклонения в более обычных факторах. Нарушения наследственной информации выражаются в мутацях (генных и хромосомных перестройках). Малые мутации используются в процессе прогрессивной эволюции (через механизм контроля и естественного отбора), однако более значительные уклонения обычно нарушают жизненные функции организма и элиминируются. Элиминация уклонений означает стабилизирующий отбор (т. е. отбор в пользу установившейся нормы, см. Шмальгаузен. «Факторы эволюции»). Его действие выражается в увеличении помехоустойчивости. Это достигается всеми теми же средствами, как и в технике связи (см. Голдман). Наиболее надежное средство повышения помехоустойчивости — установление системных связей в передаваемой информации (частотная модуляция в радиосвязи). Это средство используется и в человеческой речи — как в устной передаче (модуляция губами, языком и ротовой полостью), так и в письменной. Фонетические знаки — буквы — не комбинируются свободно, а связываются в слова; посредством логической связи слова соединяются в предложения и т. д.

Чередующиеся пары оснований в молекуле ДНК также не комбинируются свободно. Наименьшая реальная единица наследственной информации — ген — гораздо более сложное и высоко индивидуализированное образование. Максимальное количество информации измеряется поэтому логарифмом числа различных генов. Однако это максимальное количество могло бы быть осуществлено лишь при свободном комбинировании равновероятных генов. В действительности (как и в человеческой речи) здесь нет ни равновероятности знаков, ни свободы их комбинирования. Гены передаются частью спаянными в более сложные комплексы (супергены и т. д.), и, во всяком случае, гены прочно связываются в целостные системы — хромосомы. Сцепление между генами в различных частях хромосом различно (об этом говорит расхождение между цитологическими и гибридологическими картами хромосом), и это указывает на частичную дифференциацию дальнейших комплексов. Кроме того, и хромосомы наследуются совместно в виде набора и не перекомбинируются в обычных клеточных делениях развивающейся зиготы. Таким образом осуществляется связная передача всей наследственной информации, которая приобретает в результате этого высокую степень системной устойчивости. Механизм наследственной информации в результате указанных связей весьма надежен. Количество информации невелико, однако ее качество обеспечивает очень совершенную, почти безошибочную передачу наследственных свойств от зиготы ко всем клеткам зрелого организма. Эти наследственные свойства глубоко индивидуальны. Они характеризуют генотип каждой зиготы и каждой особи.

Второе, и притом наиболее простое, средство борьбы с помехами (применяемое и в технике связи) — повторение информации. В наследственной информации повторность реализуется в повторении одинаковых генов (полигены) и целых комплексов (использование дупликаций?). В особенности повторение целых хромосом — (полиплоидия) — является почти всеобщим средством повышения надежности информации.

Наконец, помехоустойчивость поддерживается также локализацией и изоляцией наследственного кода внутри тела клетки под защитой регуляторных механизмов клетки и всего организма в целом.

Помехоустойчивость механизма преобразования информации в индивидуальном развитии поддерживается организацией систем внутренних связей (корреляцией) и регуляторными механизмами формообразовательных систем организма (гомеостатом).

Помехами в обратной информации служат случайные внешние воздействия, нарушающие нормальную жизнедеятельность (как средства связи фенотипа со средой) особей,— климатические невзгоды, болезни, паразиты и хищники. Повышение надежности этой информации обеспечивается системой коррелятивных взаимозависимостей, определяющих максимальную устойчивость особей, а также повторностью всех существенных элементов организации в каждой особи. Важную роль играет и изоляция от помех, т. е. средства пассивной защиты от неблагоприятных воздействий. Помехоустойчивость увеличивается также при установлении высших системных связей в стадах, колониях и т. п.

В прогрессивной эволюции организма по пути адаптации и усложнения организации ведущую роль играет движущая форма естественного отбора. Одновременно с усложнением фенотипа как носителя обратной информации происходит и усложнение наследственного аппарата как механизма передачи прямой информации и основы ее преобразования в индивидуальном развитии.

В эволюции организма как целого, в развитии его устойчивости основную роль играет, однако, стабилизирующая форма отбора. Через элиминацию всех случайных нарушений фенотипа она ведет к организации более надежных средств связи, к наибольшей помехоустойчивости в передаче наследственной информации и ее преобразовании, в индивидуальном развитии и реализации фенотипов как носителей обратной информации.

Движущая форма отбора меняет морфофизиологическую организацию по мере изменений в условиях существования и поднимает ее на высший уровень жизнедеятельности.

Стабилизирующая форма отбора закрепляет достигнутые результаты, связывает их в устойчивую целостную систему и обеспечивает максимальную надежность ее воспроизведения.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ И ЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

(Тезисы доклада на X Международном генетическом конгрессе, 1958 г. Монреаль)

Механизм эволюции рассматривается с точки зрения кибернетики. Регулируемым объектом является популяция как наименьшая эволюирующая единица. В роли "регулятора" выступает биогеоценоз. Популяция связана с биогеоценозом посредством двух каналов связи. Первый канал связи лежит на молекулярном уровне организации и служит для передачи наследственной информации от зиготы к первичным половым клеткам зрелой особи. Второй канал связи лежит на уровне организации особи и служит для передачи обратной информации от фенотипов к биогеоценозу. Между этими двумя каналами вставлены механизмы преобразования, обеспечивающие связь между ними и замыкающие элементарный цикл эволюционных изменений. Чередование двух пар оснований в молекуле ДНК дает при большом числе звеньев в цепной молекуле огромное число комбинаций, обеспечивающее глубокую индивидуальность каждой молекулы. Наследственная информация передается через механизм клеточного деления. Хромосомы являются носителями информации, регуляторами внутриклеточного обмена веществ и контролируют процессы индивидуального развития. Последнее реализуется в формообразовательных механизмах с использованием усилителей. Вся суть индивидуального развития состоит в преобразовании наследственной информации в систему жизненных связей фенотипа с внешней средой. Естественный отбор осуществляется на основе оценки фенотипов и является механизмом преобразования обратной информации в биогеоценозе. Преобразование завершается перестройкой наследственной информации в зиготах. Случайные внешние воздействия выступают в роли «помех», искажающих информацию. Элиминация уклонений, т. е. стабилизирующий отбор, приводит к увеличению помехоустойчивости. Это достигается теми же средствами, как и в технике связи. Повторность информации осуществляется повторением одинаковых генов и целых хромосом в диплоидном организме. Система внутренних связей использована в строении генов и хромосом и в объединении набора хромосом. Изоляция наследственного кода достигается его положением под защитой регуляторных механизмов клетки. Помехоустойчивость механизма преобразования информации в онтогенезе поддерживается системой внутренних связей и регуляторным их характером. Надежность обратной информации обеспечивается организацией фенотипа, повторностью всего существенного в каждой особи, развитием средств защиты и изоляции от помех.

РЕГУЛИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

(К 100-летию теории естественного отбора)

1 июля 1858 г. на заседании Линнеевского общества в Лондоне было доложено краткое сообщение о сущности теории естественного отбора в виде извлечений из рукописей Ч. Дарвина и его письма проф. Аза Грею. Таким образом, эволюционная теория Дарвина насчитывает уже 100 лет существования. Она выдержала многократные натиски критики и стала непоколебимым фундаментом наших знаний. За это время биология ушла далеко вперед, чем в значительной степени она обязана именно теории Дарвина, которая не только стимулировала развитие таких наук, как морфология с эмбриологией, биогеография и систематика, но и вызвала к жизни ряд новых научных дисциплин — филогенетику с эволюционной морфологией, экологию с биоценологией и, наконец, генетику.

Дарвин привлек все известное в то время по вопросам изменчивости и наследственности. Собранный им материал очень велик и во многом не утратил своей ценности до настоящего времени. Однако современная генетика справедливо считает себя детищем нынешнего двадцатого века. Только введением экспериментального метода с точным количественным учетом результатов каждого опыта генетика была поднята на уровень самостоятельной научной дисциплины. Бурные темпы ее развития, обусловленные новой методикой исследования, не имеют равных в истории биологических дисциплин.

Первые успехи генетики привели, как это обычно бывает, к значительной переоценке ее достижений. Генетикам того периода казалось, что для объяснения всего эволюционного процесса достаточно лишь двух изучаемых ими явлений — изменчивости и наследственности. После более внимательного анализа пришлось добавить еще свободу скрещивания и изоляцию. Генетики пришли, правда, и к признанию значения естественного отбора, но первоначально лишь в его отрицательной форме — в качестве уничтожающего фактора. Лишь в последнее время пробивает себе дорогу понимание положительной роли естественного отбора как фактора, создающего такие редкие комбинации и комплексы наследственных единиц — генов, которые без направляющего действия отбора практически никогда бы не осуществились. Таким образом, была создана популяционная генетика как учение о размножении и распределении генов в популяциях. Тем самым была открыта дорога для экспериментальных и полевых исследований материальных основ эволюции. Здесь нельзя не отметить, что теоретические основы популяционной генетики были заложены работами советского ученого С. С. Четверикова (1926).

Быстрое развитие генетики, и в частности популяционной генетики, не сопровождалось, однако, таким же прогрессом других биологических дисциплин. Поэтому синтез новых данных на современном уровне ока-

зался невозможным. Вместо него произошло поглощение дарвинизма генетикой; дарвинизм был заменен «генетической теорией естественного отбора» (Fisher, 1930 и др.). Эта теория дает очень много, но она не охватывает всей сложности эволюционного процесса и не может объяснить всех его закономерностей. При таком подходе в стороне остается индивидуальное развитие организмов, которое не может не влиять на эволюцию, так как отбор идет по фенотипам. Вместе с тем игнорируется сам организм как активный строитель своей жизни. Естественный отбор выступает в популяционной генетике как внешний фактор по отношению к организму, направленность вносится в эволюционный процесс извне, а не является результатом сложного взаимодействия внешних и внутренних факторов.

Популяционная генетика с большим успехом исследует материальные основы «микроэволюции», т. е. процессы, протекающие в популяциях (работы и сводки Н. П. Дубинина (1940), Ф. Г. Добжанского (Dobzhansky, 1951), Н. В. Тимофеева-Рессовского (Timofeeff-Ressovsky) 1939 и др.). Она изучает также процессы внутривидовой дифференциации и иногда выходит за пределы вида. Однако все это лишь в комплексных исследованиях с систематикой, экологией и биогеографией. Закономерности «макроэволюции» остаются все же почти не изученными. Между тем именно здесь возникают интереснейшие вопросы о направлениях эволюционного процесса и о механизмах, управляющих этим процессом. Все эти вопросы были проанализированы еще Дарвином, однако дальнейшие исследования проводились лишь в крайне ограниченных масштабах. Конкретное изучение механизмов, регулирующих эволюционный процесс, нуждается, по-видимому, в новом подходе и в новых методах. Такие методы может быть удастся найти, если подойти к проблеме регуляции эволюционного процесса с новых позиций, диктуемых учением об автоматически регулируемых устройствах — кибернетикой.

Определение кибернетики как науки об автоматическом управлении охватывает не только механизмы машин, но и живые организмы. Это не значит, что между различными управляемыми устройствами ставится знак равенства. Между ними существует только аналогия. Биологи привыкли рассматривать аналогию как сходство, не имеющее большого научного значения. Однако нужно дать себе отчет в том, что такая оценка может относиться лишь к аналогии как к критерию кровного родства. Сходство между крылом насекомого, птицы, летучей мыши отнюдь не является указанием на родство этих животных, и только в этом отношении аналогия лишена какого бы то ни было значения. Однако та же самая аналогия может служить прекрасной основой для изучения крыла как механического и физиологического устройства и позволяет выделить наиболее существенное в этом устройстве. Она может помочь и в оценке биологического значения полета. Научный прогресс во многом строится именно на аналогиях. В несколько более широком понимании, чем принято в биологии (сходство функций), они всегда использовались наукой, и это не приводит к ошибкам, если не забывать, что аналогия никогда не бывает тождеством.

Каково же значение аналогии между живым организмом и автоматически управляемыми устройствами? Конечно, происхождение, конструкция, функционирование и его результаты у этих устройств совершенно различны. Однако у всех автоматически регулируемых механизмов имеется нечто общее не только между собой, но и с работой живого организма. Собственно, это не должно нас удивлять: ведь регулирующие устройства создаются человеком и предназначены для замены человеческого труда в области контроля и управления производством, т. е. они

создаются нами для действий, подобных нашим собственным действиям. Авторегуляция достигается самыми различными средствами, но общие принципы ее осуществления оказываются одинаковыми.

Способность к авторегуляции жизненных проявлений — наиболее характерная особенность всех живых существ, причем регуляторные системы организмов — наиболее сложные, наиболее совершенные кибернетические устройства. Это вовсе не значит, что живой организм можно поставить на одну доску с создаваемыми нами же механизмами. Все такие механизмы имеют свои качественные различия. Тем более живые организмы, которым присуща своя специфика, коренным образом отличающая их от неживых механизмов. Однако в свете принципов организации управляемых устройств большое познавательное значение имеет аналогия между живым организмом и автоматически регулируемым устройством. Это значение выявляется, прежде всего, при уже хорошо известных попытках более глубокой расшифровки деятельности центральной нервной системы и при изучении различных физиологических регуляций.

Очень интересно сходство построения наследственного аппарата клетки с программой сложного автоматического устройства, записанного в виде условного кода. Оно поможет пролить свет на многие закономерности, изучаемые генетиками. Большие результаты обещает анализ путей реализации данной программы в процессе индивидуального развития организмов. Многое в этом отношении уже сделано механикой (физиологией развития). Однако еще больше остается сделать путем совместных усилий эмбриологам, биохимикам и генетикам. Наибольшее значение имеет в этом случае анализ тех взаимозависимостей, которые являются основой контроля и регуляции онтогенетического развития.

Все автоматически регулируемые устройства характеризуются наличием обратной связи между регулируемым объектом и регулятором. Сигналами обратной связи подается информация о действительном состоянии объекта *. Эта информация преобразуется затем вновь в прямые сигналы, регулирующие дальнейшее изменение объекта. Средства обратной связи между развивающимся и дифференцирующимся организмом и наследственной структурой его клеток представляют еще непочатый край научного исследования (как и вообще система внутренних регуляторных механизмов онтогенеза, которые, за исключением немногих корреляционных систем и процессов регенерации, еще очень мало изучены). Большое значение имеет также изучение средств преобразования информации. Несомненно, здесь, как и в технике, широкое использование специфических усилителей. Каждый формообразовательный процесс индуцируется ничтожными влияниями, но реализуется в размножении, перемещениях и дифференцировке больших клеточных масс. Интересно, что преобразование прямой информации протекает в индивидуальном развитии путем последовательных двоичных выборов. На каждом этапе, в каждой части формообразовательной системы происходит реализиция одной из двух возможных клеточных реакций.

Уже сказанное свидетельствует, что новый подход к анализу жизненных проявлений организмов, и особенно к их индивидуальному развитию, открывает широкое поле научного исследования. Этот новый подход заставляет обратить внимание на такие явления, которые обычно от нас ускользали. Он подчеркивает значение каналов связи между на-

* В кибернетике термин «информация» понимается очень широко — как передача любых сообщений, сигналов или импульсов с помощью самых разнообразных средств. В дальнейшем изложении термин «информация» употребляется только в таком широком смысле.

следственным аппаратом клетки и продуктами дифференцировки путем обратной связи между этими результатами развития и их наследственной основой и особенно средств преобразования этой информации в регуляторных системах развивающегося организма. Отсюда возникает надежда, что в свете наиболее общих принципов устройства автоматически регулируемых механизмов можно рассматривать и проблему эволюции.

В данной статье делается попытка проверить возможность приложения этих принципов к познанию регулирующих механизмов эволюционного процесса.

*

Основатели кибернетики включили в число ее задач изучение физиологических функций живых существ, особенно их поведения, т. е. функций нервной системы. Однако они (Н. Винер и др.), по-видимому, не имели в виду процессов исторического преобразования организмов, так как в данном случае мы уже выходим за пределы организма как особи. Элементарные исторические преобразования протекают не в отдельных особях, а в популяциях особей. Между популяцией же и отдельной особью имеются многие принципиальные отличия, и если говорить о сходстве между ними, то это вновь лишь весьма отдаленная аналогия. Мы должны, прежде всего, решить вопрос, может ли наше понимание эволюции свободно войти в состав имеющегося уже понятия автоматически регулируемого устройства.

Как первые эволюционисты, так и в особенности гениальный основатель современной научной теории эволюции Дарвин отмечали, что и в целом, и в отдельных своих звеньях процесс эволюции вполне закономерен. К настоящему времени закономерности этого процесса в общем уже хорошо изучены. Однако историческое преобразование организмов — не только закономерный процесс, выражающийся в адаптации к условиям среды, в прогрессивной дифференцировке и повышении организации, а также в определенных направлениях специализации (ортогенез и т. п.), но, несомненно, и регулируемый процесс. Без регулировки закономерный ход эволюции был бы невозможен. В этой регулировке, очевидно, участвуют как внутренние факторы, на что ясно указывает слаженность организации и согласованность функций организмов, так и внешние факторы, на что указывает исключительно тонкая приспособленность организмов к условиям данной жизненной обстановки. Регулирующий механизм заключается, очевидно, в особых формах взаимодействия между организмом и внешней средой. Этот механизм и был найден Дарвином. Его действие проявляется в различных формах борьбы за существование, ведущей через дифференциальную смертность и дифференциальное размножение к естественному отбору наиболее жизнеспособных приспособленных и плодовитых особей.

Раз процесс эволюции представляет строго закономерный регулируемый процесс, то попытка рассмотреть факторы эволюции с точки зрения кибернетики вполне оправдана. При новом подходе могут возникнуть и новые проблемы или, во всяком случае, будет привлечено внимание к таким вопросам, которые не получили еще достаточного освещения. Разработка конкретного материала требует применения очень сложного математического аппарата, однако, по-видимому, будет полезно указать хотя бы в общей форме на те проблемы, которые приобретают в этом свете более актуальное значение.

* *
*

В автоматически регулируемых устройствах всегда имеются управляемый объект, регулятор, каналы прямой связи, по которым осуществляется управление со стороны регулятора, и каналы обратной связи, по которым в регулятор подаются сигналы о состоянии управляемого объекта. В данном случае управляемым объектом является вид организмов или по меньшей мере его популяция, так как исторические преобразования организмов осуществляются только лишь в смене поколений, связанной с изменением состава популяций, и через это с изменением структуры и новообразованием видов. Популяция особей одного вида — наименьшая эволюирующая единица. Мы ее и рассматриваем в качестве управляемого объекта, помня, однако, что все изменения в составе популяций являются результатом изменений составляющих ее особей. В роли регулятора эволюционного процесса выступает, очевидно, та среда, в которой обитает данная популяция организмов. Так как организмы обнаруживают явную приспособленность не только к условиям неорганической среды (воздушная или водная среда, почва, концентрация солей, влажность, температура, освещенность и многие частные условия макро- и микроклимата), но и к совместному обитанию со многими другими организмами, живущими в одном с ними «сообществе», то под внешней средой мы должны понимать комплекс всех факторов, окружающих любую особь данной популяции и так или иначе на нее влияющих. Таким образом, среду мы рассматриваем как «биогеоценоз» в целом — в том значении этого понятия, которое было сформулировано и обосновано В. Н. Сукачевым (1945), предложившим и данный термин.

Так как любая популяция организмов входит в состав определенного биогеоценоза и является его органической частью, то, следовательно, обнаруживается самая интимная связь между «управляемым объектом» и «регулятором». И в автоматически регулируемых устройствах регулятор нередко столь тесно связан с регулируемым объектом, что образует с ним, в сущности, одно целое. Более того, именно на наличии этих связей и основана сама возможность управления. Сложность связей между биогеоценозом и входящей в его состав популяцией как раз и определяет возможность весьма совершенной регуляции эволюционного процесса. Эти связи осуществляются, во-первых, в виде управляющих сигналов от «регулятора», т е. биогеоценоза, влияющего на состав живущей в нем популяции, и, во-вторых, в виде обратных сигналов от популяции, воздействующей определенным образом на весь биогеоценоз. Средство прямой связи от биогеоценоза к популяции — размножение особей данной популяции. В популяцию вливается молодая генерация особей со своими наследственными особенностями, отражающими влияние биогеоценоза. Эту прямую связь можно рассматривать как передачу информации от среды к популяции.

При наличии постоянного мутационного процесса и многих косвенных влияний внешних факторов (биогеоценоза) молодое поколение всегда чем-то отличается от исходных особей. Поэтому и состав популяций со временем изменяется. В этом выражается влияние биогеоценоза, передаваемое по прямой линии связи от предыдущего поколения особей данной популяции к последующему. Работа управляющего механизма, естественно, зависит от надежности передаваемой информации. Это определяется как количеством информации, так и ее качеством. Поскольку сама возможность эволюции обусловлена не только организацией точ-

ной передачи наследственных свойств от родителей к детям, но и возможностью изменения этих свойств (т. е. мутирования), то устойчивость наследственного механизма должна сочетаться с известными формами его изменяемости. Все эти вопросы в некоторой степени уже изучены, но все же новый подход ставит много новых вопросов и открывает неисчерпаемое поле исследований перед эволюционной генетикой.

Итак, передача информации от среды к популяции связана с изменением состава популяции. С другой стороны, изменение состава популяции влияет на соотношение сил во всем биогеоценозе и ведет его к изменению. Это определяется наличием обратной связи между популяцией и внешней средой, т. е. «регулятором». Здесь связь выступает, следовательно, в иной форме. Прямая связь осуществляется через посредство наследственного аппарата каждой новой зиготы, которая является, таким образом, носителем информации. В данном случае информация, полученная от материнской особи, преобразуется в дочерней особи в процессе ее индивидуального развития. Обратная связь выражается воздействием каждой особи на внешнюю среду. Она реализуется как форма активности отдельной особи в ее жизненных проявлениях. Средством обратной связи является именно жизнедеятельность особи. Носителем информации в этом случае оказывается целая особь. Каждая особь активна посвоему, и в этих индивидуальных качествах отражаются особенности ее наследственной основы и ее индивидуального развития. Информация, поступающая во внешнюю среду в виде проявления жизнедеятельности отдельных особей и всей данной популяции, подвергается в этой среде (т. е. в «регуляторе») коренным преобразованиям (т. е. преобразованиям обратных сигналов в управляющие), в которых и заключаются наиболее ответственные моменты эволюционного процесса.

В самом деле, в своей жизнедеятельности отдельные особи сталкиваются с различными факторами внешней среды и особенно с другими организациями данного биоценоза. Первичные связи — истребление пищевых продуктов, которыми могут быть другие организмы,— осложняются косвенными формами взаимодействия в виде конкуренции с особями других видов, пользующихся теми же жизненными средствами, а также и особями того же вида. К этому присоединяются активное истребление особей данной популяции другими организмами (хищниками, паразитами) и уничтожение под влиянием неблагоприятных факторов неорганической природы. Эти формы взаимодействия организмов (особей) с внешней для них средой были названы Дарвином борьбой за существование. Результатом этой борьбы — дифференциальная смертность и дифференциальное размножение. Смертность и размножение отдельных особей определяются в значительной мере случаем, а в массе — индивидуальными особенностями особей в их соотношениях с внешней средой. Это ведет к избирательному выживанию и размножению наиболее приспособленных особей, т. е. к дарвиновскому естественному отбору.

В избирательном воспроизведении потомства заключается вся суть преобразования информации в «регуляторе». В огромном большинстве случаев преобразование осложняется еще спариванием, т. е. половым процессом, связанным с созданием на отобранной (т. е. прошедшей уже жизненное испытание) наследственной основе двух родителей многих новых наследственных комбинаций дочерних особей. Эти дочерние особи вливаются затем вновь в популяцию, «информируя» ее о происшедших (в «регуляторе») наследственных изменениях, которые и ведут к историческим преобразованиям популяции.

Как видно, аналогия с автоматически управляемыми механизмами охватывает все существенные элементы эволюционного процесса. Вопрос

лишь в том, дает ли эта аналогия что-либо новое для понимания закономерностей эволюции, выдвигает ли она новые проблемы или по меньшей мере подчеркивает ли значение отдельных звеньев связанных явлений. Ответить на данный вопрос пока невозможно. Для этого необходим более углубленный анализ соответствующих явлений. Однако уже сейчас можно утверждать, что эта аналогия заставляет нас обратить внимание на некоторые недостаточно изученные взаимоотношения.

Если в основе автоматически управляемых механизмов лежит устройство регулятора, система средств связи и способы преобразования переданной информации, то и при изучении факторов эволюции наше внимание должны привлечь именно эти основные элементы регуляции. Более того, может быть поставлен вопрос об эволюции самого аппарата управления, т. е. как средств связи, так и преобразующих механизмов, что позволит осуществить исторический подход к самим факторам эволюции.

Как уже говорилось, регулирующий механизм эволюции действует посредством испытания в течение всего жизненного цикла и браковки неудовлетворительных (в данных условиях) особей, т. е. путем естественного отбора наиболее «приспособленных». Информация о результатах этого отбора передается в популяцию только через потомство отобранных таким образом особей. Носителем информации является зигота с ее наследственным механизмом индивидуального развития. Точность информации определяется строением зиготы и прежде всего строением ее наследственного аппарата. Так как наследственные особенности каждой зиготы (и развивающейся из нее особи) определяются ее генами, то единицей информации является в этом случае отдельный ген, который представляет обычно один из двух возможных аллеломорфов. Число таких единиц определяет как возможное число генетических комбинаций, так и возможности преобразования в процесах индивидуального развития.

В действительности число разнородных генов, входящих в состав наследственных структур каждой особи, очень велико, и таким образом, информация, передаваемая каждой особью, очень сложна и характеризуется многими элементами (генами) в определенной комбинации. Эта информация записана в виде условного наследственного «кода» в линейной структуре хромосом.

Таким образом, исследование проблемы передачи информации в канале прямой связи сводится к изучению строения наследственных структур и прежде всего строения хромосом. В настоящее время быстро продвигается изучение биохимической основы хромосом. Наиболее существенной их частью оказываются молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты, химическое строение которых определяет как индивидуальность, так и относительную стойкость каждой молекулы. Эти гигантские молекулы состоят из парных чередующихся фосфатных и сахарных групп, связанных между собой парами пуриновых и пиримидиновых оснований в определенной последовательности. Парное строение молекулы дает возможность продольного ее расщепления с последующим восстановлением точной копии каждого партнера. Это гарантирует возможность безошибочной передачи информации при клеточных делениях, лежащих в основе индивидуального развития. Вся полнота информации о наследственных свойствах целой особи обеспечивается определенной последовательностью и положением двух возможных пар оснований (аденин с тимином или гуанин с цитозином) в каждой молекуле. При большом числе звеньев, измеряемом тысячами, комбинированное расположение четырех ка-

чественно различных знаков (оснований) гарантирует возможность «записи» наследственной структуры любой сложности в виде условного «кода» (вспомним, что с помощью азбуки Морзе может быть передан любой текст, хотя в этом случае используются также лишь четыре знака — точка, тире, перерыв и двойной перерыв).

Изучение строения хромосом как сложной органической системы проводится в настоящее время с большим успехом. Однако хромосомы — не только носители информации. Они оказываются также регуляторами внутриклеточного обмена веществ и этим путем контролируют все процессы индивидуального развития и жизнедеятельности огранизма. В процессе развития зиготы происходит преобразование информации, т. е. реализация унаследованных свойств генотипа. На унаследованной основе развертываются процессы взаимодействия между ядром с его продуктами и плазмой с ее последовательными дифференцировками. Сформированная зрелая особь есть результат развития зиготы в известных условиях (т. е. опять-таки в авторегулируемом взаимодействии с факторами внешней среды); поэтому преобразование информации определяется не только генами и их взаимосвязями, но также строением всей зиготы и организацией аппарата индивидуального развития с его регуляторными механизмами.

Процесс преобразования информации в течение индивидуального развития особи представляет еще почти нетронутое поле научного исследования, где мы можем ожидать больших результатов только при совместных усилиях генетиков, биохимиков и эмбриологов. Рассмотрение возникающих здесь вопросов выходит за пределы поставленной нами задачи. В полной мере к ней относится лишь вопрос о влиянии на качество и преобразование информации «помех», в роли которых выступают воздействия случайных уклонений во внешних факторах. Они могут оказать влияние как непосредственно на наследственную структуру зиготы, так и на течение процессов развития, определяемых взаимодействием унаследованной структуры с внешними факторами. Нормальный ход развития определяется и нормальным соотношением между внутренними и внешними факторами. Уклонения же во внешних факторах могут стать источником «ошибок», т. е. случайных изменений в унаследованной структуре (генетические изменения — мутации), либо уклонений в ходе индивидуального развития (эпигенетические изменения, или морфозы).

Структура наследственного «кода» оказывается практически довольно хорошо защищенной. Только резкие уклонения во внешних факторах, особенно совершенно необычные (химические, радиационные) влияния, вызывают нарушения унаследованной структуры, проявляющиеся в виде новой мутации. Механизм индивидуального развития практически гораздо менее устойчив. Хотя он и оснащен многими и разнообразными защитными приспособлениями, однако они не столь эффектны, так как зависимость от внешних факторов лежит все же в самой основе индивидуального развития. Влияние случайных уклонений во внешних факторах поэтому гораздо чаще сказывается на процессах индивидуального развития (т. е. в преобразовании информации), чем на наследственной структуре (и, следовательно, в передаче информации). Это имеет большое значение для закономерного хода эволюции, где важную роль играет именно точная передача прямой информации от клетки к клетке. Передача обычно не нарушается в результате уклонений в процессах индивидуального развития. Однако эти уклонения как приобретенные свойства особей участвуют в передаче обратной информации от популяции к биогеоценозу, в ее преобразовании и тем самым влияют и на процесс эволюции.

Выше уже говорилось, что изменение состава популяции не может не оказать обратного влияния на весь биогеоценоз. Это влияние сказывается через изменение жизнедеятельности отдельных особей данной популяции. Каждая особь потребляет неорганические вещества окружающей среды, истребляет часто другие организмы и вступает с ними в состязание из-за жизненных средств. Во всем этом сказываются не только свойства особи как представителя данного вида организмов, данной популяции, данной «формы», но в некоторой степени и индивидуальные ее особенности. Каждая особь оказывает свое специфическое влияние на окружающую среду. Чем выше активность особи, тем значительнее это влияние. Чем выше специализация, тем определеннее результат активного воздействия каждой особи на внешнюю среду. Мы можем рассматривать воздействие популяции на биогеоценоз как передачу информации о состоянии и генетическом составе популяции. Носителем информации является в этом случае только особь, т. е. фенотип или реализованный генотип. Количество информации определяется разнообразием особей, т. е. численностью фенотипов, качество информации — в значительной мере свойствами самих особей: чем выше активность особей и чем выше их специализация, тем совершенней, очевидно, информация. Качество информации, передаваемой по каналам обратной связи, определяет во многом работу всего регулирующего механизма. Роль факторов обратной связи в эволюционном процессе до сих пор еще совершенно не изучена, однако из сказанного вырисовываются ясные перспективы успеха дальнейших исследований в этой области.

В биогеоценозе особи данной популяции сталкиваются со многими неблагоприятными влияниями, снижающими их активность или даже прерывающими их жизнедеятельность. Эта первая категория преобразующих факторов относится к внешним воздействиям по отношению к популяции. Она может рассматриваться в качестве помех, нарушающих правильность и сокращающих количество передаваемой информации о состоянии популяции. Сюда относятся неблагоприятные климатические влияния, болезни, паразитарные инвазии, преследование и уничтожение хищниками и, наконец, активная межвидовая конкуренция. Все эти факторы воздействуют извне на данную популяцию, сокращая в большей или меньшей мере ее активность. Они оказывают непосредственное влияние на регулирующий механизм, так как это уничтожение имеет не только случайный, но и избирательный характер. Без избирательного уничтожения, конечно, нет и эволюции, однако избирательный характер элиминации определяется не хищниками или другими внешними факторами, а свойствами самих особей — формами их организации и жизнедеятельности (в том числе и их реакциями по отношению к хищникам и другим влияниям). Таким образом, уничтожение принимает закономерный характер движущего механизма эволюции только через посредство внутренних сил, действующих внутри данной популяции.

Эти внутренние силы составляют вторую группу факторов, действующих внутри биогеоценоза и преобразующих входящую в его состав популяцию. Данная группа преобразующих факторов относится уже непосредственно к механизму регуляции и представляет собой не что иное, как дарвиновское жизненное состязание особей. Индивидуальное, т. е. внутригрупповое, состязание проявляется также во взаимодействии внутренних сил популяции с внешними факторами. Однако непосредственно преобразующую роль играет в этом случае соотношение сил в самой популяции, т. е. его внутренние факторы. Отдельные особи в выражении активности состязаются между собой за овладение жизненными средствами. Так как каждая особь обладает индивидуальными особенностями не

только в уровне, но и в формах своей активности, то разные особи попадают либо в более, либо в менее благоприятное положение. В этом состязании особей решается вопрос об их нормальном развитии и жизненных силах, позволяющих им преодолеть различные неблагоприятные влияния, а также вопросы спаривания и оставления потомства. Выживают и оставляют потомство особи наиболее приспособленные. Таким образом, дарвиновский естественный отбор и есть регулирующий фактор эволюции.

Действие естественного отбора основывается на столкновении активных усилий каждой особи с внешними факторами, сопротивляющимися данной акции. При этом воздействия внешних факторов имеют случайный характер. Однако результат оказывается закономерным, так как определяется индивидуальными качествами отдельных особей. Значение индивидуальных качеств в активном соревновании особей за обладание жизненными средствами и в возможностях размножения, а также в пассивном соревновании — в средствах защиты от неблагоприятных факторов неорганической природы (климата, почвы и т. п.), от болезней, паразитов и хищников. Испытание индивидуальных качеств кончается при этом для каждой особи лишь одним из двух возможных результатов — воспроизведением себе подобных или отсутствием воспроизведения (браковка или элиминация). Следовательно, информация преобразуется в регуляцию посредством внутривидового состязания особей в данной жизненной обстановке. Результатом этого состязания в определенных условиях является естественный отбор наиболее приспособленных особей и их дальнейшее размножение.

Естественный отбор осуществляется на основании сравнительной оценки фенотипов данной популяции. Однако фенотипы являются носителями (в первичных половых клетках) той наследственной информации, которая определила их развитие. Поэтому отбор по фенотипам означает и отбор генотипов. Отобранные таким образом наследственные структуры разделяются и распределяются при делениях созревания половых клеток, а затем комбинируются при оплодотворении. Таким образом, каждая зигота получает глубоко индивидуальную наследственную информацию, скомбинированную из наследственного материала двух апробированных в биогеоценозе особей.

Преобразование информации в биогеоценозе начинается, следовательно, естественным отбором целых особей и завершается (при половом размножении) перестройкой наследственной структуры половых клеток (которые также подлежат отбору). Зиготам следующего поколения передается очень большое число вариантов информации, унаследованной от особей, прошедших все жизненные испытания в биогеоценозе, т. е. получивших положительную «оценку» в борьбе за существование.

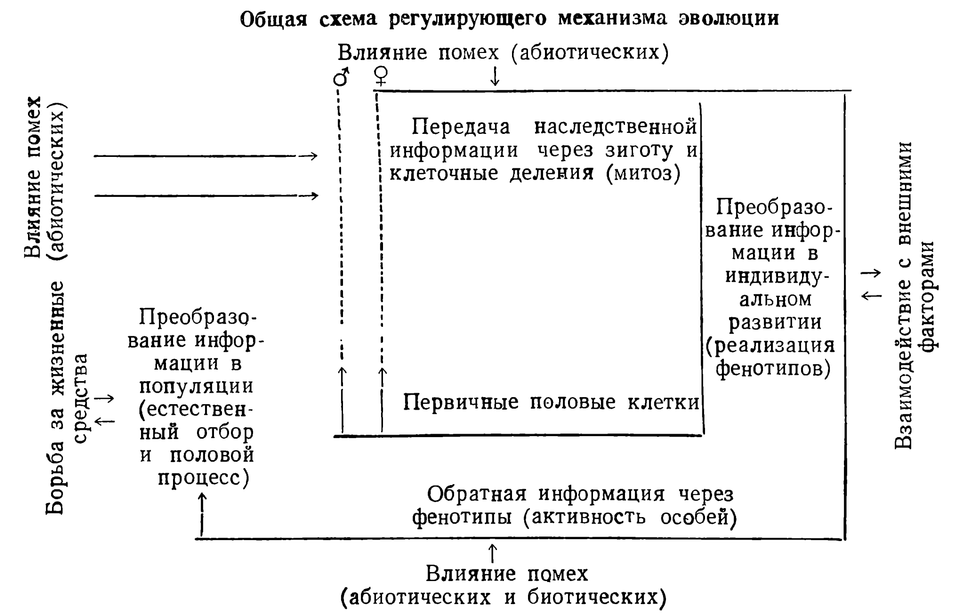
Если рассматривать неблагоприятные внешние влияния климата, болезней, паразитов и хищников как случайные помехи, то такие помехи воздействуют на качество информации, а следовательно, и на результаты естественного отбора, т. е. на процесс эволюции. Это воздействие сказывается в конце концов в выработке (через индивидуальные состязания и отбор) средств защиты против данных неблагоприятных влияний (т. е. помех). В этом заключается до известной степени положительная роль таких влияний. Они, однако, не определяют общего прогресса организации. Более того, при сильном влиянии помех и неизбежном при этом преобладании случайной элиминации резко сокращается как объем, так и качество передаваемой информации. Снижение качества информации может быть компенсировано лишь увеличением ее количества через увеличение многообразия форм и числа поколений (увеличение числа особей

часто фактически невозможно, так как вызывает возрастание «сопротивления» среды, т. е. усиление помех). Это означает значительное замедление эволюционного процесса. Таким образом, большая истребляемость случайными внешними факторами ведет к выработке средств защиты, но сама по себе не способствует прогрессивной эволюции и во всяком случае снижает ее темпы. Быстрая эволюция обеспечивается главным образом высокой активностью организма не только в защите, но и в овладении жизненными средствами.

Кроме качества информации, имеет значение и ее количество, определяемое числом фенотипов. Минимум информации осуществляется при посредстве одного из двух фенотипов. В простейшем случае это — особи, генотипы которых различаются по одному аллеломорфному гену. В однородной популяции, когда число реальных фенотипов падает до 1, количество информации, выражаемое логарифмом данного числа, равно 0. Это означает отсутствие информации, когда контролируемая эволюция становится невозможной.

Через размножение особей, прошедших жизненную апробацию в условиях биогеоценоза, замыкается круг явлений, составляющих элементарное звено процесса эволюции. Во времени оно измеряется одной генерацией из циклов индивидуального развития всех особей данной генерации, начиная от зигот до воспроизведения зигот следующего поколения. В каждом цикле осуществляется передача информации от зиготы к первичной половой клетке через посредство клеточных делений. Информация реализуется в пределах особи только во взаимодействии с факторами внешней среды. Надежность этой реализации определяется устойчивостью как наследственной основы (т. е. условного «кода»), так и всего механизма индивидуального развития. Информация об этой реализации, т. е. преобразованная информация, передается по обратным сигналам в форме жизнедеятельности отдельных особей данной популяции и преобразуется во взаимодействии с внешней средой через естественный отбор в направленное изменение состава всей популяции.

Общая схема регулирующего механизма эволюции



Естественный отбор действует в течение всего жизненного цикла особей. Селекционное преимущество имеют особи, оказывающиеся во всех

возрастах наиболее стойкими против нарушающих влияний (помех). Эта устойчивость испытывается в передаче информации от зиготы к зрелому организму, т. е. в процессе индивидуального развития. Устойчивость целых особей проверяется в процессе обратной передачи информации от популяции к биогеоценозу — передачи, которая осуществляется через активную жизнедеятельность каждой особи во взаимодействии с внешней средой. Селекционное преимущество имеют в этих соотношениях особи, наиболее активные и устойчивые против всех влияний, нарушающих их жизнедеятельность. Контроль эволюционных преобразований с помощью каналов обратной связи осуществляется непрерывно в течение всего онтогенеза каждой особи, начиная от зиготы и до конца ее жизни. Однако характер обратной связи, а следовательно, и контроль весьма различны на разных стадиях онтогенеза.

Таким образом, естественный отбор оказывает влияние на все фазы жизненного цикла особи и поддерживает устойчивость и надежность передачи информации от зиготы к первичным половым клеткам (с помощью механизма равномерного распределения генов при клеточных делениях), а также максимальную устойчивость особей как целостных носителей обратной информации о реальном состоянии популяции.

Понятно, что повышение надежности информации имеет большое значение для возможности осуществления эффективного контроля и регуляции, а следовательно, если развиваемая здесь точка зрения верна, для прогрессивной эволюции организмов в целом. Повышение надежности информации достигается действием естественного отбора на основе элиминации всех неблагоприятных уклонений, связанных с нарушением информации в результате влияния помех (см. схему на стр. 29). В роли таких помех выступают случайные отклонения во внешних факторах, действующие в молекулярном масштабе, нарушающие передачу наследственной информации и проявляющиеся, в виде мутаций. В качестве помех нами рассматриваются также случайные внешние влияния, нарушающие преобразование информации в индивидуальном развитии и проявляющиеся в ненаследственных изменениях фенотипа и нарушениях его жизненных проявлений. К помехам мы относим, однако, и все те внешние факторы, которые нарушают передачу обратной информации через ограничение жизнедеятельности или истребление целых особей данной популяции (неблагоприятные климатические явления, болезни, паразиты, хищники).

Стабилизирующий естественный отбор приводит через элиминацию особей с нарушенной жизнедеятельностью к развитию более устойчивых форм. Интересно отметить, что помехоустойчивость достигается, в общем, теми же средствами, которые применяются и в технике связи.

Самое простое средство повышения надежности информации — ее повторение (Голдман, 1957). В наследственной информации это выражается в повторении одинаковых генов («полигены»), в повторении более или менее значительных участков хромосом (дупликации), что легко устанавливается при изучении строения гигантских хромосом слюнных желез двукрылых («repeats», по Bridges, 1935), и, наконец, в полном повторении всех хромосом в диплоидном организме. Экспериментальные данные показывают, что диплоидный организм гораздо более устойчив, чем гаплоидный. Дальнейшее увеличение устойчивости достигается полиплоидностью, которая нередко характеризует растения, распространенные в более суровых — континентальных или горных — районах (Schwanitz, 1954). У животных полиплоидия связана с нарушениями в развитии пола. Однако при переходе к партеногенетическому размножению полиплоиды животных нередко также характеризуются большей устойчи-

востью по отношению к суровым климатическим факторам (Lüers und Ulrich, 1954).

Второе, более совершенное средство увеличения помехоустойчивости — установление системных связей (Голдман, 1957). Элементарная биологическая единица наследственной информации — ген — является сложной, в высшей степени индивидуализированной единицей, содержащей, несомненно, очень большое число звеньев дезоксирибонуклеиновой кислоты. Эти звенья считаются элементарными химическими единицами информации, последовательное расположение которых определяет свойства гена. Таким образом, гены представляют уже сложные системы, объединяющие элементарные звенья наследственной информации в единицы высшего порядка. Свобода перекомбинирования элементарных звеньев весьма ограничена (такая перестройка выражается в виде генной мутации). Однако и гены не комбинируются свободно и не являются равновероятными элементами информации. В некоторых случаях гены связываются между собой в «супергены» или еще в более сложные комплексы, во всяком случае в длинные цепочки — целостные индивидуальные хромосомы (и здесь возможно нарушение связи, которое ведет к хромосомным перестройкам, способным также проявляться в виде мутаций). Наконец, все хромосомы целого набора передаются всегда совместно, и эта совместная передача обеспечивается всем механизмом клеточного деления.

Помехоустойчивость достигается еще одним средством, обычно применяемым и в технике,— весьма совершенной изоляцией, в данном случае изоляцией наследственного «кода», который ограждается ядерной оболочкой и регуляторными механизмами клетки и всего организма в целом от непосредственного влияния внешних факторов.

Передача обратной информации от популяции к биогеоценозу ограждается также многими защитными приспособлениями. И в этом случае надежность информации обеспечивается повторением всех существенных ее элементов в фенотипах всех особей данной популяции. Имеется и очень высоко развитая система связей между элементами информации, составляющими фенотип особи. Иногда развивается еще система надиндивидуальных связей в семьях, стадах и колониях. И, наконец, во всех случаях имеются более или менее совершенные средства изоляции от повреждающих влияний внешних факторов. Таковы все средства активной и пассивной защиты живых организмов, позволяющие им бороться с хищниками, паразитами, климатическими невзгодами и т. п., избегать их или от них скрываться.

Следовательно, естественный отбор в качестве регулятора не только направляет эволюцию организмов, но и поддерживает надежность каналов связи, через посредство которых происходит саморегулирование этой эволюции. Речь идет о двух каналах — прямой и обратной информации, лежащих на двух разных уровнях организации. Прямая связь осуществляется на молекулярном уровне организации наследственных структур хромосом, обратная связь — на уровне организации целых особей, входящих в состав данной популяции. Оформление этих каналов и максимальная надежность их функционирования через естественный отбор в результате элиминации, вызванных действием нарушающих причин (помех) со стороны факторов внешней среды. Все это показывает, что естественный отбор выступает на разных уровнях организации и в разных условиях внешней среды в различных формах и приводит к различным результатам.

Как регулирующий фактор эволюции естественный отбор может приобретать различные формы в зависимости от конкретных соотношений между биогеоценозом и входящей в его состав популяцией. Экологи и

биоценологи рассматривают обычно соотношения внутри биогеоценоза как положение подвижного равновесия. Эволюционисты говорят в этом случае о непрерывном движении, о сдвигах в определенном направлении. Обе точки зрения в известной мере правомочны. Первая видит явления в бесконечно малом отрезке геологического времени, т. е. в историческом «моменте», вторая отражает реальные соотношения в исторической перспективе относительно длительных сроков. Мы должны учесть оба этих аспекта, так как история всегда определяется соотношением сил в каждом данном дифференциале времени.

Сдвиги в соотношениях между популяцией и внешней средой ведут к естественному отбору некоторых уклонений, которые в данных условиях получили преимущества в жизненном состязании с представителями прежней нормы. Каждое такое уклонение означает изменение форм жизнедеятельности, т. е. изменение в средствах передачи обратной информации. Это — классическая дарвиновская форма естественного отбора, ведущая к развитию новых адаптаций и таким путем к прогрессивному усложнению организации. Мной она была названа движущей формой естественного отбора. Регулирующее действие естественного отбора основывается при этом на использовании тех уклонений в механизме прямой информации, т. е. в наследственном аппарате, которые ведут к явным изменениям в индивидуальном развитии (в процессе преобразования прямой информации), а также на обратной информации о результатах этих изменений в фенотипе каждой особи и их оценке по проявлениям жизнедеятельности данных особей в условиях измененного биогеоценоза. Преобразование обратной информации завершается размножением апробированных уклонений от бывшей нормы. В результате происходит перестройка организации, т. е. изменение жизнедеятельности особей, а следовательно, изменение во втором канале — в канале передачи обратной информации от популяции к биогеоценозу.

В условиях относительного равновесия между популяцией и внешней средой (в биогеоценозе), т. е. в условиях данного исторического момента, естественный отбор поддерживает существование и размножение установившейся «нормальной» для этого момента организации. Отбор идет на основании селекционного преимущества нормальных особей перед всеми уклонениями приспособленной нормы. Эта форма естественного отбора ведет к сокращению изменчивости, т. е. к «нормализации» популяции, ее особей и признаков, и к выработке более устойчивых механизмов наследования и индивидуального развития особей. Мной эта форма названа стабилизирующим отбором (Шмальгаузен, 1939, 1946). Регулирующее действие стабилизирующего отбора основывается при этом на использовании тех уклонений в механизме прямой передачи, которые, не сказываясь заметно на фенотипе сформированной особи, приводят к более надежному воспроизведению установившейся нормы. Это означает увеличение устойчивости наследственного аппарата и механизма его реализации против различных случайных влияний, т. е. помех, нарушающих нормальное течение индивидуального развития. Обратная информация о масштабе уклонений от нормы передается в биогеоценоз, где и происходит оценка нормальной жизнедеятельности особей в установившихся условиях существования. Преобразование этой информации завершается размножением апробированных «нормальных» особей, обладающих наиболее устойчивым аппаратом наследственности и индивидуального развития.

Таким образом, стабилизирующий отбор ведет к усовершенствованию средств передачи прямой информации от зиготы к первичным половым клеткам и механизма ее преобразования в онтогенезе особи.

*
*

Сказанное в данной статье можно кратко резюмировать следующим образом. Объектом управляемых изменений в процессе эволюции является, несомненно, популяция как первичная эволюирующая единица. В качестве регулирующего механизма выступает, очевидно, биогеоценоз, включающий данную популяцию. Прямая связь между биогеоценозом и популяцией осуществляется через процесс дифференциального размножения особей. Носители дальнейшей информации — зиготы, средство ее передачи — клеточные деления. Преобразование информации происходит в индивидуальном развитии особей с использованием специфических усилителей в формообразовательных системах. Это преобразование заканчивается сформированием зрелого фенотипа. Передача информации от зиготы одного поколения к первичной половой клетке совершается без особой трансформации, однако с возможным нарушением (мутацией) в результате влияния помех. Единица информации — отдельный ген. Прямая информация по первому каналу связи передается, следовательно, на молекулярном уровне организации наследственной структуры хромосом. Она выходит за пределы этого уровня лишь при ее преобразованиях в процессе онтогенеза. Обратная информация передается от популяции к биогеоценозу по второму каналу связи, лежащему на уровне организации целой особи. Средством связи является специфическая жизнедеятельность каждой особи, влияющая на соотношение сил в биогеоценозе. Носителем обратной информации является только целая особь определенного строения (фенотип). Эта информация выходит за пределы особи и преобразуется в процессах взаимодействия с факторами данного биогеоценоза. Преобразование реализуется через дифференциальную смертность и дифференциальное размножение, т. е. естественный отбор. Результат — изменение генетического состава особей следующего поколения, а следовательно, и всей популяции.

В свете положений кибернетики гораздо ярче выдвигается различная роль обеих основных форм естественного отбора — стабилизирующей и движущей. Стабилизирующая форма естественного отбора выступает в роли фактора, формирующего и поддерживающего возможно и надежное функционирование первого канала связи от зиготы к первичной половой клетке (путем клеточных делений) и безошибочное преобразование полученной таким образом информации в процессах индивидуального развития. Она ведет к созданию и максимальной стабилизации аппарата наследования, к построению автономно регулируемого аппарата индивидуального развития и к нормализации популяции, ее особей и признаков.

Движущая форма естественного отбора выступает в роли фактора, формирующего и поддерживающего функцию второго канала связи от популяции к биогеоценозу. Она ведет к тем перестройкам в организации наследственного аппарата (т. е. в первом канале связи) и механизма индивидуального развития (т. е. в формах преобразозования информации), которые ведут к возникновению новых адаптаций, к специализации, общему усложнению организации и увеличению активности отдельных особей, т. е. к изменению форм жизнедеятельности как средств связи по второму каналу.

Таким образом, новый подход фиксирует внимание на наиболее важных, узловых, точках регулирующего механизма эволюции. Но значение его этим не исчерпывается. Он дает возможность использовать точные методы исследования для изучения этого механизма во всех его звеньях.

КОНТРОЛЬ И РЕГУЛЯЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ

Непосредственное изучение окружающих нас явлений, накопление сведений об их повторяемости, описание, опыт и обобщение результатов наблюдений и опыта лежат в основе развития естествознания. Только индуктивный метод исследования дает нам в руки тот фактический материал, который является фундаментом наших знаний и никогда не теряет своей ценности. Без руководящих идей такое исследование было бы, однако, лишь блужданием по неизведанному полю, беспорядочным накоплением знаний. Оно привело бы к нагромождению фактов, которые трудно привести в какую-либо систему и почти невозможно использовать. Гораздо ценнее поэтому планомерное исследование на основе какой-либо предполагаемой связи явлений. Поэтому ко всякому научному исследованию приступают со сложившимся на основе известных уже фактов представлением, играющим роль рабочей гипотезы. При достаточной объективности исследователя гипотезы имеют огромное значение. Они определяют путь исследования и ведут либо к подтверждению гипотезы, либо к изучению нарушений предполагаемой закономерности, к построению новых гипотез и, быть может, к опровержению прежней. Таким образом, шаг за шагом наука идет к крупным обобщениям, вскрывает закономерности явлений окружающей природы и позволяет использовать эти знания в целях поднятия уровня нашей материальной и культурной жизни.

В постепенном прогрессе естествознания, в отдельных научных дисциплинах наблюдаются, однако, время от времени поворотные моменты, влекущие за собой целую вспышку исследований, кончающуюся сформированием и быстрым развитием нового научного направления. Рождение нового научного направления и даже новой научной дисциплины начинается обычно с применения нового метода исследования.

Таково было значение применения микроскопа в биологии, что привело к расцвету гистологии и микроскопической анатомии, к возникновению цитологии, микробиологии, протистологии, цитогенетики, цитофизиологии и многих других наук. В расцвете этих же дисциплин сыграли свою роль и применение микротома, разработка техники окраски срезов. Теперь к этому прибавились применение электронного микроскопа, разработка методов биохимического анализа и т. д. Большое значение имело введение экспериментальных методов в эмбриологии. Оно привело к быстрому развитию нового направления, известного под названием механики развития (физиологии, динамики развития). Еще большее значение получило применение эксперимента с точным учетом его результатов для изучения явлений наследственности. Оно привело к бурному расцвету новой биологической дисциплины — генетики. За короткий срок здесь накопился огромный научный материал, созданы важнейшие

обобщения и построена общая теория наследования, охватывающая своими закономерностями весь мир живых существ.

Значение новых методов исследования и применения плодотворных научных гипотез, ведущих к познанию объективных закономерностей, трудно переоценить. Однако, быть может, еще в большей мере прогресс науки зависит от создания более широких обобщений, охватывающих самые различные явления, и введения соответствующих новых понятий, так как это означает более широкий синтез наших знаний и ведет к объединению различных научных дисциплин в рамках единого естествознания. Общеизвестно революционизирующее значение законов Ньютона, охватывающих всю механику макромира. Колоссальное значение имело в свое время введение понятия энергии, которое позволило объединить такие, казалось бы, совершенно различные формы активности, как механическая, тепловая, световая, электрическая или химическая. При этом, конечно, главное значение имело доказательство взаимопереходов с определенными количественными показателями. Оно позволило ввести количественную оценку энергии как формы активности актуальной или потенциальной. Большое значение имело и введение понятия энтропии как известного ограничения возможности использования энергии. Во всех этих случаях понятия, введенные в физике, сохранили свой смысл и значение в химии и в биологии.

Тем более интересно новое теоретическое обобщение и новое понятие информации, возникшее едва лишь 10 лет тому назад. Здесь впервые понятие, возникшее на основе наблюдения над социальными взаимоотношениями, приобрело большое значение в технике связи, а затем нашло применение и в механизмах автоматического регулирования производством. С самого начала была сделана также успешная попытка приложения теории информации и регулирования к объяснению процессов высшей нервной деятельности и к другим физиологическим взаимозависимостям. Эта связь естественна, так как понятие информации возникло на основе изучения построения человеческой речи и средств ее записи и передачи. Однако, очевидно, применимость теории простирается дальше — на индивидуальное развитие и даже на процесс эволюции организмов. Чтобы уяснить себе возможность и границы применения этих представлений в биологии, нам нужно прежде всего дать опеределение понятия информации (Голдман, 1957). Последняя понимается очень широко. Сюда относятся любые сведения, передаваемые путем речи или письма, по телеграфу или по радио, путем любых условных сигналов — механических, световых, звуковых, электрических или тепловых. Сюда относятся любые воздействия, которые могут восприниматься и передаваться во временной последовательности или развертываться в пространстве в какой-либо системе. Они могут преобразовываться в другие сигналы и могут быть записаны в виде последовательного ряда символов. Они могут храниться в виде такой записи и могут быть расшифрованы и вновь преобразованы в сообщения или реализованы в виде каких-либо действий. Передача информации осуществляется обычно при ничтожных затратах энергии. Однако конечный эффект, зависящий от аппарата, воспринимающего эту информацию, может заключаться в преобразовании огромных количеств энергии. Последнее имеет часто взрывной характер и ни в какой мере не зависит от затрат энергии на передачу информации. Существенной является, следовательно, передача некоторых сведений или даже простейших сигналов каким-либо способом во временной последовательности (речь, музыкальная передача) или путем распределения в пространст-

ве (семафор, светофор, цветные флажки в определенном положении, условный рисунок или целое изображение).

Очень интересно и практически важно, что, несмотря на чрезвычайное разнообразие способов информации и средств ее передачи, она поддается количественной оценке. В основе методов измерения лежит экспоненциальный закон количества информации, который состоит в том, что путем применения L различных символов (например, 32 буквы алфавита), при общем числе знаков, равном n, можно получить $k = L^n$ различных комбинаций, которые могут быть использованы для такого же числа разных сообщений. Так как при логарифмировании этого равенства логарифм числа возможных (равновероятных) сообщений оказывается прямо пропорциональным числу примененных знаков, то практически наиболее удобной мерой количества информации будет именно логарифм числа единиц информации или символов $\log K = n \log L$. Обычно относят это количество к одному знаку, и тогда $H = \log L$. Все это справедливо, однако, лишь для случая свободного комбинирования, т. е. относится к количеству равновероятных комбинаций. При ограничении свободы комбинирования количество информации сильно сокращается.

Можно при определении количества информации исходить не от числа возможных сообщений, а от вероятности одного определенного сообщения из общего числа равновозможных. Обозначим вероятность одного из возможных сообщений A за p (A). Если информация не безошибочна, то количество информации определяется логарифмом отношения между вероятностью полученного сообщения p^1 и вероятностью ожидаемого сообщения p, т. е. $\log p^1/p = \log p^1 - \log p$. В случае полной надежности полученного сообщения $p^1 = 1$, и тогда количество информации определяется величиной $H = -\log p$. Так как вероятность сообщения $A - p$ (A) всегда является дробью, например $1/L$, если L представляет число различных равновероятных сообщений, то логарифм его оказывается всегда с отрицательным знаком. В данном случае $H = -\log 1/L = \log L$. Таким образом, мы приходим к той же формуле, что и при первом подходе — от возможного числа сообщений (или комбинаций). Таким образом, количество информации является, с одной стороны, мерой возможного многообразия сообщений (комбинаций) и, с другой стороны, мерой невероятности отдельного заданного сообщения (комбинации). Добавим тут же, что, являясь мерой многообразия, полной свободы выбора, т. е. неопределенности и беспорядка, она в одно и то же время служит и мерой энтропии данного сообщения.

Мы уже указывали, что при ограничении свободы комбинирования, при наличии системных связей, т. е. при известной упорядоченности сообщений, количество информации (а также энтропии) снижается. Необходимо добавить, что при наличии помех полученное сообщение не всегда совпадает с отправленным; в этом случае нет полной надежности передачи. Тогда $p^1 < 1$, т. е. представляется дробью, и логарифм p^1 является отрицательной величиной, которая вычитается из $\log L$. Таким образом, количество информации может быть значительно снижено. Пока мы ограничиваемся этими общими замечаниями, так как в дальнейшем придется иметь дело со снижением количества информации как вследствие ограничения свободы комбинирования (системные связи между генами, морфофизиологические связи между признаками организации), так и вследствие влияния помех. Наличие каналов информации — обязательное условие для возможности построения регулирующих механизмов. Так как в живых организмах нас интересует именно

организация регулирующих механизмов, то нам придется ознакомиться также в самой общей форме с основными принципами их устройства.

Во всех автоматически регулирующих устройствах обязательным является наличие каналов связи (по ним передается информация), а также существование механизма (регулятора), в котором эта информация преобразуется в управляющие сигналы. В простейшем случае такое устройство состоит из регулятора, от которого по линии прямой связи передаются сигналы управляемому объекту и линии обратной связи, по которой в регулятор передается информация о состоянии объекта. Эта информация и преобразуется в регуляторе в сигналы управления. Регулирующее устройство может состоять из всевозможных материалов, может иметь различнейшую конструкцию, функционировать по-разному. Регуляция достигается различнейшими средствами, при передаче информации используются разные каналы, разные способы передачи и различные сигналы. Однако общие принципы регуляции оказываются одинаковыми не только в механических устройствах, но и в регуляторных системах живых организмов.

В качестве простейшего примера механической регуляции можно привести давно применяемый (еще в машине Уатта) центробежный регулятор скорости работы парового двигателя. Регулятор связан прямой связью с заслонкой, ограничивающей поступление пара в цилиндры паровой машины. Обратная информация обеспечивается связью вращающегося вала машины с осью регулятора. При увеличении скорости вращения вала эта скорость передается (в этом состоит обратная информация) оси регулятора, шары регулятора получают добавочное ускорение по касательной и раздвигаются, приподнимая при этом муфту (преобразование информации). Движение муфты передается через рычаг на заслонку, которая ограничивает поступление пара (управляющий сигнал по линии прямой связи) и замедляет ход машины.

В качестве второго примера простого регулирующего устройства приведем термостат с электрическим обогреванием. В простейшем случае изогнутая биметаллическая пластинка нагревается в самом термостате (получает «обратную» информацию о его температуре) и сгибается до разрыва контактов на установленном уровне. Управляющая информация дается прерыванием тока в регуляторе и ведет к прекращению нагревания термостата. Падение температуры воспринимается биметаллической пластинкой (обратная информация о реальной температуре), которая разгибается до установления нового контакта (преобразование информации). Включение тока (управляющий сигнал) ведет к новому повышению температуры.

Ртутный регулятор при электрическом или газовом обогревании работает несколько иначе. И здесь обратная связь достигается непосредственной подачей тепла на регулятор. Однако преобразование сложнее: ртуть при нагревании поднимается до контакта, замыкающего ток через реле. Реле срабатывает и прерывает ток в нагревателе или сокращает подачу газа в горелку (управляющий сигнал). В автоматически регулируемых устройствах и линии связи могут быть сложнее и, главное, система преобразования информации может достигнуть любой сложности и составляется из многочисленных последовательных этапов. Характер преобразования полностью зависит от конструкции регулятора.

В качестве примера физиологической регуляции можно привести механизм регуляции мышечного сокращения. Управляющий сигнал от центральной нервной системы передается по прямой линии связи через двигательный нерв, и мышца сокращается. Обратная информация о сте-

пени этого сокращения поступает от нервных окончаний в самой мышце по чувствительному нерву в центральную нервную систему, где вновь преобразуется в управляющие сигналы, передающиеся по первому каналу связи на мышцу. Сходным образом регулируется и температура тела у высших животных. Прямые управляющие сигналы поступают от центральной нервной системы по двигательным нервам к сердцу, легким и коже и вызывают при повышении температуры расширение легочных и кожных сосудов, усиление в них кровообращения, усиление потоотделения и увеличение теплоотдачи. Обратные сигналы об уровне достигнутого снижения температуры поступают по чувствующим нервам в центральную нервную систему, где подвергаются преобразованиям в новые управляющие сигналы. Это, однако, лишь упрощеннная схема терморегуляции. В действительности все физиологические регуляции очень сложны и организм пользуется в качестве средств связи далеко не только нервной системой. Связи могут быть и гуморальные и динамические, химические и даже механические. Для нас важно отметить, что при всей сложности, достигаемой как в физиологических регуляциях (особенно в работе центральной нервной системы), так и в автоматически регулируемых механизмах, которые также могут достигать невероятной сложности (особенно в электронных счетных машинах), в основе всех этих сложных систем лежат некоторые общие принципы, позволяющие рассматривать их с единой точки зрения.

Для наших целей пока достаточно ознакомиться с основными этими принципами, которые разобраны на приведенных простых примерах. Добавим только, что как в живых системах, так и в автоматических механизмах информация может передаваться в записанном виде через определенный код, состоящий из последовательного ряда условных знаков. В регулирующем механизме происходит более или менее сложное преобразование этих знаков в последовательные действия, ведущие к определенному результату.

В настоящей статье делается попытка осветить механизм регуляции эволюционного процесса только в его элементарных основах. Процессы внутривидовой дифференциации и видообразования происходят при хорошо известном участии других факторов — ограничении панмиксии и изоляции — и здесь не разбираются.

ЭВОЛЮЦИЯ КАК РЕГУЛИРУЕМЫЙ ПРОЦЕСС

Эволюция, т. е. процесс исторического развития организмов, протекает закономерно. Основные закономерности этого процесса были вскрыты еще Ч. Дарвином. Они выражаются в непрерывном приспособлении организмов во всех своих функциях и всех чертах своей организации к той среде, в которой они обитают, и именно к тем факторам среды, с которыми они сталкиваются в своей жизнедеятельности. Это приспособление достигает иногда удивительного совершенства и исключительной тонкости, и вместе с тем оно всегда совпадает именно с теми условиями, в которых протекает жизненный цикл данного организма.

Если в течение жизненного цикла происходит закономерная смена среды обитания (например, переход от водной жизни к наземной, как у амфибий и у некоторых насекомых, или от скрытой жизни в земле или в растительных тканях к открытой жизни, как у многих жуков), то это всегда сопровождается соответствующей перестройкой организации.

Если у организма имеются ненужные ему органы и приспособления, это указывает на исторический выход из другой среды и всегда ведет

к постепенной редукции этих органов и приспособлений (рудиментарные органы).

Такое точное приспособление организма к внешней среде не было возможно, если бы не существовало механизма, контролирующего и регулирующего исторический ход этого приспособления. Этот механизм управляет, очевидно, процессом эволюции организмов в связи с факторами внешней среды. Должна быть органическая связь между организмом и средой не только в его жизни (что и без того ясно), но и в ходе их исторических преобразований. Такая связь была найдена Ч. Дарвином в виде борьбы всех живых существ за свое существование в конкретной жизненной обстановке. Борьба за существование в условиях конкуренции в овладении жизненными средствами ведет к переживанию наиболее приспособленных особей любого вида организмов и их преимущественному размножению. В этом и состоит естественный отбор как основная часть регулирующего механизма эволюции.

Теория естественного отбора полностью оправдала себя в течение дальнейшего развития биологических знаний. Однако она не дает полного объяснения всего эволюционного процесса. Естественный отбор — это регулирующий механизм эволюции, но не исходная материальная основа. Ч. Дарвин указал и на эту основу — изменчивость и наследственность. Однако закономерности изменчивости и наследственности, несмотря на огромный эмпирический материал, собранный Дарвином, оставались в то время еще совершенно неизвестными. Только текущее столетие пролило свет на эти проблемы. Благодаря блестящим экспериментальным исследованиям, берущим свое начало от классических опытов Менделя, мы можем в настоящее время сказать, что в основном механизм изменчивости и наследственности уже вскрыт.

Материальная база эволюционного процесса хорошо изучена, и механизм его регуляции известен. Это звенья — начальное и конечное — в элементарном цикле эволюционных преобразований. Роль этих звеньев достаточно ясна и легко поддается количественному учету. Для этого были введены понятия мутационного «давления» (т. е. скорости или частоты возникновения наследственных изменений) и «давления» естественного отбора (т. е. его эффективности в известных условиях). Эти понятия легли в основу генетической теории естественного отбора. Вместе с экспериментальными исследованиями популяционной генетики они положили начало точному анализу факторов эволюции.

Несмотря на большое значение уже достигнутых результатов, подобные исследования не вскрывают всего механизма эволюции и не дают полного объяснения его закономерностей. При таком подходе в тени остается индивидуальное развитие организмов, ведущее к реализации фенотипа. Так как именно фенотипы являются активными носителями жизни и объектами естественного отбора, то ход индивидуального развития не может не иметь значения для эволюции. И, наконец, самое главное, в генетической теории естественного отбора не видно организма как такового с его активной борьбой за свою жизнь. Понятие борьбы за существование, лежащее в основе теории Дарвина, совершенно выпало. Естественный отбор выступает как внешний фактор, а сам организм — как пассивный объект, с которым оперирует естественный отбор. Это не является верным отражением действительных соотношений.

В оправдание установившейся в генетике точки зрения следует сказать, что дарвиновское понятие борьбы за существование сформулировано столь расплывчато, что с ним действительно трудно оперировать. Это видели многие критики и особенно К. А. Тимирязев, который

предложил вообще заменить его понятием элиминации. Последнее поддается точному учету. Однако элиминация — лишь обратная сторона естественного отбора и в таком виде остается внешним фактором по отношению к организму.

Нужны, очевидно, новые понятия: во-первых, отражающие активную роль организма не только в своих жизненных проявлениях, но и в эволюции и, во-вторых, хорошо ограниченные и доступные точному исследованию. Возможно, такие понятия удастся сформулировать, если подойти к эволюции с новыми представлениями об устройстве регулируемых механизмов вообще, т. е. с точки зрения кибернетики, включающей теорию информации (Ashby, 1956). Как уже пояснено, любой автоматически регулируемый механизм составляется из двух частей — регулируемого объекта и регулятора, соединенных между собой линиями связи, которые передают управляющие сигналы от регулятора и обратно информацию о состоянии объекта к регулятору.

В процессе эволюции органического мира управляемым объектом является вид в целом. Однако вид организмов обычно разбит на подчиненные единицы, ведущие до известной степени самостоятельное существование и обнаруживающие нередко явные признаки приспособления к местным условиям. Наименьшая из таких единиц — популяция особей. Поэтому, рассматривая лишь элементарные основы эволюции, мы должны исходить из популяции как наименьшей эволюирующей единицы * Направление эволюционного процесса определяется, очевидно, внешней средой. На это ясно указывает точная приспособленность организмов к условиям их существования и при том не только к климатическим, эдафическим и другим факторам неорганического окружения, но и к тем живым существам, с которыми они сталкиваются в этой среде и с которыми они связаны теснейшими взаимоотношениями и прежде всего пищевыми связями. С другой стороны, нельзя преуменьшать и роли внутренних факторов. На их значение указывает точная слаженность организации, взаимоприспособленность отдельных частей, органов и тканей, согласованность их функций. Наконец, и в выборе местообитания, и в столкновениях с другими организмами, и в пищевых взаимоотношениях активную роль играют сами особи данной популяции.

Таким образом, ясно, что регулирующий механизм кроется в некоторых формах **взаимодействия** между организмом и внешней средой. Этот механизм и был вскрыт Ч. Дарвином. Его действие проявляется в различных формах борьбы за существование, ведущей через дифференциальное переживание и размножение к естественному отбору наиболее приспособленных особей. Борьба за существование проявляется в теснейшем взаимодействии организма и среды, включающей все другие организмы, совместно с ним обитающие и образующие вместе с ним единое «сообщество» — биоценоз. Так как мы не можем отрицать значения факторов неорганической среды, в которой живет и размножается данный организм, мы будем говорить о биогеоценозе **, как о регулирующем аппарате эволюции. Любая популяция особей определенного вида, входящая в состав известного биогеоценоза, представляет собой его органическую, необходимую составную часть. Таким образом, в данном случае обнаруживается самая интимная связь между управляемым объектом — популяцией и регулятором — биогеоценозом.

---

* Так как историческое преобразование организмов протекает лишь в ряду поколений, то особь не может быть эволюирующей единицей. Особь служит объектом других, но также регулируемых преобразований, которые называются индивидуальным развитием, или онтогенезом.

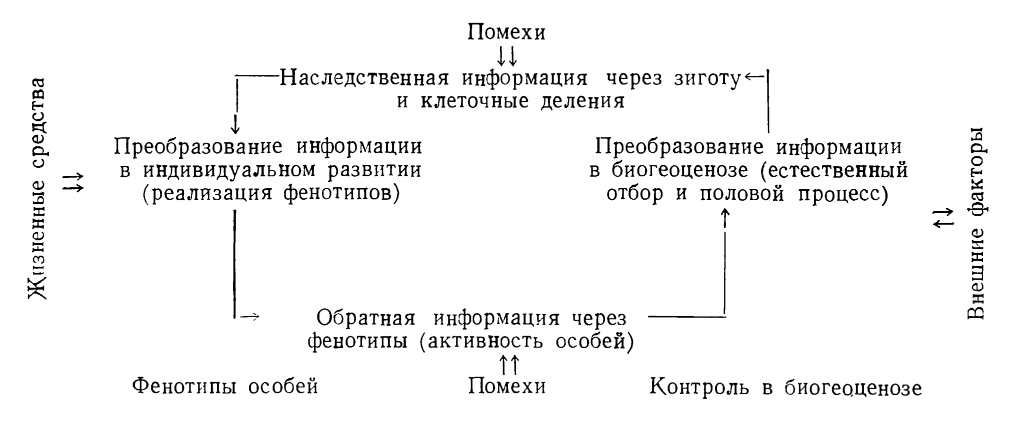
** Понятие биогеоценоза обосновано впервые В. Н. Сукачевым (1945 г.).

(Такая тесная связь наблюдается нередко и в конструируемых нами механизмах, где управляемый объект является как бы частью регулятора или, наоборот, регулятор входит как часть в состав управляемой машины.) Существование тесной взаимосвязи и представляет собой условие, допускающее возможность контроля и управления эволюционным процессом. Если биогеоценоз в целом играет роль регулятора эволюционного процесса, то он обязательно должен быть обеспечен «информацией» о состоянии популяции (по линии «обратной» связи), должен включать в себя специфический механизм преобразования этой информации в управляющие сигналы и средства передачи последних на популяцию. Таким образом, кроме механизма преобразования, необходимы каналы связи для передачи информации в двух направлениях — от популяции к биогеоценозу и от биогеоценоза к популяции. Так как изменение популяции, будучи элементарным эволюционным процессом, всегда сопровождается наследственным изменением ее особей, то управляющие сигналы от биогеоценоза к популяции должны каким-то образом включить возможность изменения ее наследственной структуры. Последнее может произойти только в процессе преобразования информации в самом биогеоценозе (т. е. в «регуляторе»). Так как первичные эволюционные изменения возможны только в популяции (или в поколениях особей, но не в отдельных особях), то наиболее простым изменением является хотя бы небольшое изменение в генетическом составе популяции, т. е. в соотношении числа особей с разной наследственной характеристикой (генотипов). Информация о таких изменениях популяции может быть сообщена через наследственный аппарат ее особей и передана особям следующего поколения при посредстве половых клеток или иных средств воспроизведения. Такой аппарат действительно имеется и, несомненно, он полностью обеспечивает надежную связь популяции с регулирующим механизмом биогеоценоза и дальнейшую передачу информации от одного поколения особей к следующему. Имеются и средства передачи обратной информации от популяции к биогеоценозу. Популяция, несомненно, активно воздействует на биогеоценоз, хотя бы через потребление пищевых материалов и накопление продуктов своей жизнедеятельности. В известных условиях популяция может внести значительные изменения в строение биогеоценоза. Таким образом, имеются и каналы обратной связи.

Однако нет прямой связи между наследственной информацией по первому каналу (от биогеоценоза) и обратной информацией по второму каналу (от популяции к биогеоценозу). Здесь непосредственная связь как будто прерывается, так как обе линии связи находятся на разных уровнях. Наследственная информация передается на внутриклеточном (молекулярном) уровне организации, а обратная информация — только на уровне организации целой особи.

Переход от одной линии связи к другой совершается здесь (как обычно и в технике) посредством довольно сложного механизма преобразования. Наследственная информация преобразуется в процессах индивидуального развития в средства передачи обратной информации, именно в фенотип особи, являющейся реальным носителем жизни и активным участником наступления на жизненные ресурсы биогеоценоза («борьбы за существование»). В биогеоценозе через естественный отбор и процессы размножения происходит новое преобразование этой информации в наследственную с переходом от уровня организации особи (в фенотипах) на уровень организации клетки (половые клетки, зиготы). Так замыкается полный круг преобразований в элементарном цикле эволюционного процесса (см. схему).

Общая схема регулирующего механизма эволюции



Следовательно, основные требования, предъявляемые к конструкции автоматически регулируемого устройства, в данном случае оказываются выполненными и можно попытаться осветить более подробно работу отдельных звеньев этого механизма. Это важно сделать, чтобы представить себе яснее, может ли новая точка зрения внести что-либо новое в понимание эволюционного процесса, выдвигает ли она новые вопросы, освещает ли она наиболее ответственные звенья этого процесса. Не позволит ли она сформулировать основные понятия так, чтобы внести полную ясность и четкость в понимание механизма эволюции и сделать все его звенья доступными для точного количественного анализа.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ И СРЕДСТВА ЕЕ ПЕРЕДАЧИ

Наследственная информация передается от материнских особей к дочерним особям, т. е. от предыдущей генерации к последующей генерации той же популяции. В предшествующем изложении мы говорили также о передаче информации от биогеоценоза к популяции. Нет ли здесь неувязки? Нет, неувязки здесь нет, но нужно учесть, что наследственная информация передается от предыдущей генерации к последующей только после ее преобразования в биогеоценозе. Сама популяция входит в состав биогеоценоза в качестве его неотъемлемой части. Механизм контроля и преобразования информации заключается в самом биогеоценозе, именно во взаимодействии особей данной популяции с другими членами и факторами биогеоценоза. Преобразование совершается через естественный отбор, т. е. при преимущественном размножении одних особей с их наследственными механизмами и элиминации других. Таким образом, под влиянием естественного отбора в самом биогеоценозе происходит изменение состава популяции, меняется его наследственная характеристика. Во всей популяции в целом создаются новые соотношения по меньшей мере в численности различных генотипов. Механизм наследственной передачи лежит, следовательно, в отдельных особях, а изменения в биогеоценозе касаются не отдельных особей, а всей популяции в целом. Информация об этих изменениях передается все же посредством размножения апробированных особей, потомство которых вливается в ту же популяцию. Таким образом, меняется популяция, но информация об этом изменении (происшедшем в биогеоценозе) передается через размножение особей.

Средством передачи наследственной информации являются либо половые клетки, либо другие пропагационные клетки, образующие зачатки нового организма при вегетативном размножении. Во всяком случае, такая передача осуществляется только через посредство клеток. Механизм этой передачи хорошо известен, он совпадает с механизмом клеточных делений, при котором полностью обеспечивается равномерное распределение основных ядерных субстанций в виде определенного набора хромосом. Каждая клетка получает полный набор этих хромосом. Изучение строения последних с помощью двух принципиально различных методов — гибридологического и цитологического — показало их сложный состав из большого числа наследственных единиц, располагающихся в ряд по всей длине хромосомы. Гибридологическая единица наследственности — ген. Изучение химического состава хромосом показало, что важнейшая их составная часть — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Молекула последней имеет вид очень длинной парной цепочки, состоящей из чередующихся фосфатных и сахарных групп, связанных между собой парами пуриновых и пиридиновых оснований, образующих как бы перекладины веревочной лестницы (Watson and Crick, 1953). Строение этих гигантских молекул обеспечивает как высокую индивидуальность, так и значительную их стойкость. Взаимное расположение сдвоенных молекул дает также возможность продольного расщепления с последующим восстановлением каждого партнера. Очевидно, такое расщепление и восстановление и лежит в основе расщепления хромосом и их генов при клеточных делениях. Во всяком случае, это гарантирует возможность точной передачи наследственной информации от клетки к клетке.

Вся полнота информации о наследственных свойствах половой клетки (зиготы) и развивающейся из нее особи обеспечивается определенной последовательностью и положением двух возможных пар оснований (аденин с тимином или гуанин с цитозином) в каждой молекуле. При большом числе звеньев, исчисляемом тысячами, комбинированное расположение четырех качественно различных знаков (оснований) гарантирует возможность записи наследственных структур любой сложности в виде условного «кода». Наследственная информация передается, следовательно, в закодированном виде и притом вся единовременно в пространственной связи, а не во временной последовательности. При расшифровке этого кода в процессах индивидуального развития информация развертывается также в пространстве, хотя ее преобразование совершается, несомненно, во временной последовательности. Химическая единица нашего кода — пара оснований, которая может принять форму лишь четырех знаков (аденин с тимином, гуанин с цитозином или в противоположном положении тимин с аденином и цитозин с гуанином). Чередование этих знаков может обеспечить передачу любой информации (как и телеграф в Морзе с таким же числом знаков). Гибридологической единицей наследственности является, однако, более сложное образование — ген — как выражение системных связей в хромосомах (об этом см. дальше в разделе борьбы с помехами).

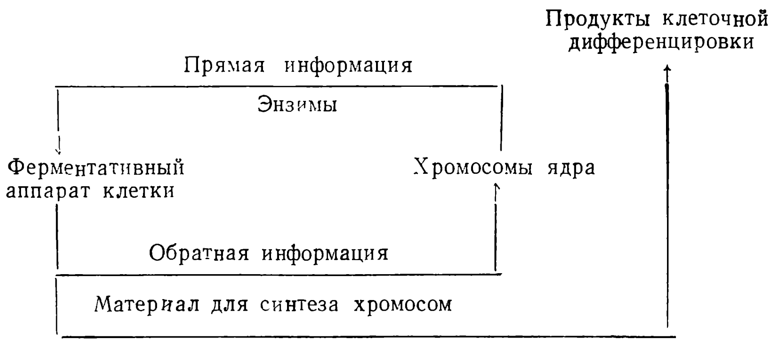
ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИНФОРМАЦИИ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

Преобразование информации представляет всегда закономерный процесс, полностью определяемый устройством той системы, в которой совершается это преобразование. Наследственная информация, заклю-

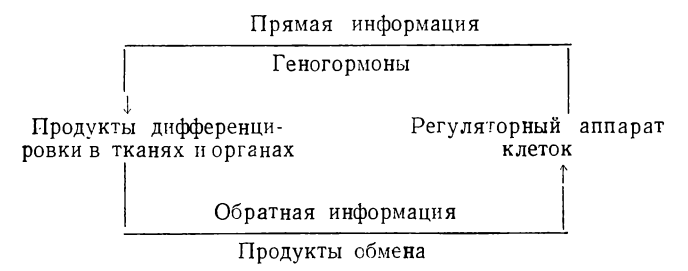
чающаяся в зиготе или в другой пропагационной клетке, преобразуется затем в процессах индивидуального развития. Характер преобразования определяется организацией зиготы и поэтапно развивающейся из нее особи. Это преобразование представляет собой очень сложный процесс (полное рассмотрение которого выходит за пределы поставленной нами задачи). Он строится на биохимической основе внутриклеточного

Преобразование информации в индивидуальном развитии

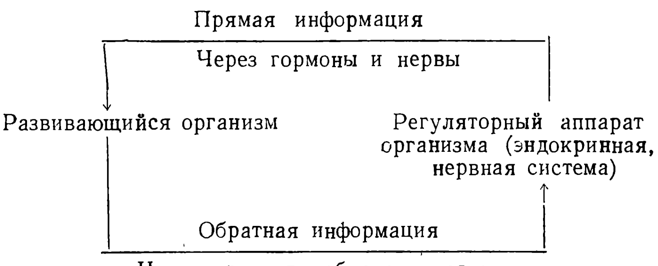
А. Схема регулирующего аппарата клетки



Б. Схема регулирующего аппарата формообразовательной системы



В. Схема регулирующего аппарата организма в целом



обмена, регулируемого ядерными субстанциями хромосом. Однако в эти процессы, естественно, вовлекаются и плазменные субстанции, взаимодействующие с ядерными продуктами в процессах этого обмена (см. схему преобразования информации в индивидуальном развитии). Первоначальные дифференцировки зиготы и дробящегося яйца определяются именно организацией плазмы, детерминированной еще в яичнике материнского организма. Дальнейшая дифференцировка идет иногда

при заметном участии внешних факторов, но определяется все же взаимодействием частей развивающегося организма. Такие взаимодействия осуществляются в «индукционных», «формообразовательных» и «корреляционных» системах, которые имеют более или менее ярко выраженный регуляторный характер (гомеостат). Внешние факторы не имеют специфического формообразовательного значения. Они оказываются лишь в роли освобождающих причин, определяющих время и иногда место наступления известной реакции, и в лучшем случае служат для включения «стрелочного» механизма, направляющего развитие по одному или другому из существующих уже, т. е. полностью детерминированных, путей («каналов») развития. На более поздних стадиях развития регуляция формообразования переходит к эндокринной системе и к самой функции отдельных органов, связанных посредством кровеносной и в особенности нервной системы. В функциональных зависимостях вновь ясно выражается связь с внешней средой и влияние факторов среды на формоообразование. Однако это влияние всегда косвенно и не определяет специфики морфологических процессов.

Таким образом, если некоторые функции контроля и выполняются внешней средой, то все же специфические ответы на факторы этой среды определяются унаследованными нормами реакции данного организма. Только поэтому фенотип особи и представляет собой полное и точное (для данных условий среды) выражение генотипа. Регуляторные функции выполняются всегда унаследованным механизмом развития самого организма. Поэтому всякое развитие организма (особи) есть по меньшей мере авторегуляция.

В высших формах индивидуального развития зависимость от факторов внешней среды совсем теряет свое формообразовательное значение и авторегуляция переходит в более или менее ярко выраженное автономное развитие. Как и все формы преобразования информации, индивидуальное развитие определяется в своей специфике только организацией самого преобразующего механизма. Во всех случаях формообразования оно индуцируется очень незначительным влиянием, небольшой разницей в обмене, незначительным количеством специфических продуктов индуктора или эндокринной железы, ничтожным поступлением энергии из внешней среды и реализуется в полной мере при малейшем превышении порогового уровня реактивности материала. Реакция ни в какой мере не пропорциональна формообразовательному воздействию. Она осуществляется на известном его уровне сразу и в полном масштабе, определяемом унаследованной «нормой». Обычно она выражается в клеточных делениях, перемещениях и дифференцировке больших клеточных масс. Реакция имеет по существу «взрывной» характер. Она подготовлена заранее в виде известного запаса энергии внутри реагирующего материала. Такой характер индивидуального развития, т. е. преобразования наследственной информации, напоминает обычный метод преобразования информации с использованием специфических усилителей в регулирующих механизмах автоматического управления.

Наследственный материал хромосом служит средством передачи унаследованной структуры (т. е. передачи закодированной информации по первому каналу связи) от материнского организма через половую клетку и зиготу ко всем клеткам дочернего организма. Хромосомы являются, однако, не только средством механической передачи химических веществ определенной унаследованной структуры от клетки к клетке. Хромосомы — это прежде всего активные регуляторы внутрикле-

точного обмена веществ и контролируют через это все процессы индивидуального развития.

Наследственная информация реализуется через эти процессы в виде развивающейся особи — фенотипа. Фенотип — внешнее выражение генотипа и вместе с тем активный руководитель внеклеточного обмена веществ между организмом и внешней средой. Он контролирует всю его жизнедеятельность. И вместе с тем фенотип является средством передачи обратной информации от организма к внешней среде (биогеоценозу). Эта передача производится совсем иными средствами, чем передача наследственной информации от материнского организма к дочернему. И все же она находится в органической связи с этой передачей — фенотип вполне закономерно отображает генотип, но только совершенно в иной форме. В индивидуальном развитии происходит преобразование скрытой, наследственной информации (записанной в виде условного кода в хромосомах) в явную информацию об унаследованных нормах реакций. Это преобразование происходит во взаимодействии с факторами внешней среды, которые являются необходимыми условиями и иногда освобождающими факторами этого преобразования. Вся его качественная специфика в данных условиях определяется, однако, унаследованными нормами реакций, т. е. генотипом. Поэтому фенотип является вполне реальным выразителем генотипа в известных условиях развития. Фенотип есть преобразованный генотип, и если последний закодирован в тончайшей структуре хромосом и управляет внутриклеточным обменом, т. е. жизнедеятельностью клетки, то первый обнаруживается во всех признаках целого организма (особи) и проявляется в специфических формах его жизнедеятельности. Наследственная структура хромосом является средством межклеточной связи внутри организма (от зиготы к первичной половой клетке через многочисленные клеточные деления) и регулятором внутриклеточного обмена веществ. Фенотип является средством связи между генотипом, внешней средой и регулятором обмена веществ между особью и этой средой. В обоих случаях эти структуры ответственны за основные жизненные проявления, но только хромосомы — в масштабе клетки, а фенотип — в масштабе целой особи. Фенотип также «записан» условными символами, как и генотип, но только совершенно другими, так как они несут хотя и сходную функцию, но на различных уровнях организации и в разных условиях среды.

Наследственная информация, передающаяся на молекулярном уровне организации и реализующаяся в процессах внутриклеточного обмена, преобразуется в обратную информацию, которая передается на уровне организации особи и реализуется в процессах жизнедеятельности, т. е. в обмене веществ целой особи. Весь смысл индивидуального развития состоит в преобразовании наследственной информации в систему жизненных связей организма с внешней средой. Эти связи устанавливаются посредством признаков фенотипа, которые одновременно служат и средствами, позволяющими осуществить контроль этой организации со стороны факторов биогеоценоза. Поэтому индивидуальное развитие организма, связанное с реализацией наследственной структуры (в известных условиях) в фенотипе развивающейся, а затем и зрелой особи представляет типичный пример преобразования информации с переходом от одного кода к другому *

* Значение такого преобразования легче всего себе представить из следующего примера. Я хочу передать определенное сообщение моим китайским друзьям. В своей среде я мог бы его передать записанным в виде условного кода с помощью фонетиче-

ПЕРЕДАЧА ОБРАТНОЙ ИНФОРМАЦИИ ОТ ПОПУЛЯЦИИ К БИОГЕОЦЕНОЗУ

Средством передачи обратной информации является фенотип и именно специфические формы активности каждой особи как разнообразные выражения ее жизнедеятельности в определенной обстановке — в биогеоценозе.

Основное проявление активности — добывание жизненных средств и прежде всего потребление пищевых материалов (пищевые материалы используются на развитие, рост, на поддержание жизни и на затраты энергии при всех проявлениях жизнедеятельности). Второе проявление активности — деятельность, связанная с размножением,— половая активность и воспроизведение потомства. Третье проявление жизненной активности — деятельность, связанная с защитой своей жизни и жизни потомства. Обратная информация передается таким образом через весь фенотип в целом. Это не значит, что эта информация неразложима. Как гено́м при всей своей целостности разложим на единицы наследственной информации — гены и даже еще далее — на простейшие химические единицы (пары оснований), так и целостный фенотип разложим на многочисленные компоненты, которые являются также своего рода символами, отображающими наследственные свойства особи. Связь между этими символами, или признаками, является весьма тесной. И все же некоторые признаки могут быть разделены и перекомбинированы или изменены в результате соответствующих изменений в наследственных единицах — генах. Это касается прежде всего таких поверхностных признаков, как окраска, рисунок, структура покровов, форма и окраска волос, и многих других. Отдельные признаки внутренней организации также могут быть изменены, и это приводит к изменениям в обмене, в функциях отдельных органов, в поведении. Чаще всего, однако, такие изменения затрагивают целые взаимосвязанные системы, регулирующие основные жизненные проявления, и тогда их результат сказывается в изменении общей выносливости организма по отношению к внешним факторам (к климату), общей активности, жизнедеятельности, плодовитости. Взаимосвязанность большинства признаков фенотипа — условие жизнеспособности, устойчивости и активности особи и вместе с тем условие, обеспечивающее высокие качества передачи информации.

В каждой особи признаки фенотипа обнаруживают высокую степень «сцепления». Они настолько связаны, что образуют в сущности одну целостную систему. Каждая особь глубоко индивидуальна и выступает как надежный носитель высококачественной информации. Последняя имеет и в этом случае (как и в геноме) «картинный» характер, она развертывается не во временной последовательности, а в пространстве. Хотя она передается и во времени, но при этом различные ее комплексы выявляются все же сразу. Во времени меняется и фенотип и, следовательно, сама информация (возрастные изменения), но и в этом случае меняется одновременно вся «картина». Обратная информация от популяции передается через посредство не одной особи, а всех особей данной популяции. Особь является лишь самостоятельной единицей этой информа-

---

ских символов — букв русского алфавита. Однако мои китайские друзья не смогут воспринять такого сообщения. Поэтому я даю свое сообщение переводчику для преобразования. Переведенный текст записывается новыми символами — китайскими иероглифами, не имеющими ничего общего с фонетическими знаками русского алфавита. Однако при хорошем переводе вся суть сообщения сохраняется и оно окажется доступным в совершенно иной внешней среде — в Китае.

ции. Поэтому вся информация оказывается гораздо более сложной. При максимальном разнообразии особей, когда каждый фенотип (как и генотип) неповторим, количество информации максимально — оно определяется просто логарифмом числа особей. Во вполне однородной популяции количество информации падает до нуля и регуляция ее состава оказывается невозможной.

Особи выступают как носители равновероятных сообщений, если фенотипы равномерно распределены в популяции. Они могут, однако, группироваться по некоторым признакам фенотипа в подчиненные единицы разной численности (полиморфизм). Такие группы имеют свою качественную характеристику. Они могут получить положительную оценку в известных условиях и дать начало новой самостоятельной популяции и новому таксономическому подразделению. Особи одной популяции являются, как правило, изолированными носителями сходной информации. Этим гарантируется повторность и, следовательно, надежность информации по наиболее существенным признакам организации. Одновременно по второстепенным признакам этой повторности нет, так как в этом отношении проявляются большие различия между особями. Многообразие особей при их изолированности делает состав популяции весьма подвижным — в процессе эволюции он легко меняется (через контроль и процесс преобразования информации в биогеоценозе).

Однако не всегда особи одной популяции вполне изолированные единицы. В некоторых случаях между особями данной популяции или ее части устанавливается более тесная связь. Выделяются временные группы особей, называемые стадами, стаями, косяками или, при более тесной и постоянной связи по местообитанию, колониями. Такое объединение особей ведет к улучшению качества информации по меньшей мере в результате увеличения помехоустойчивости (см. далее). Попарное объединение особей разного пола ведет к более надежной передаче информации следующему поколению (по первому каналу), но связано и с некоторым повышением помехоустойчивости в передаче обратной информации.

Обратная информация от популяции к биогеоценозу передается, как сказано, через посредство отдельных особей и выражается в различных формах жизненной активности. Прежде всего эта активность проявляется в добывании жизненных средств. Она строго специфична, так как особи одного вида потребляют совершенно определенные органические и неорганические вещества. Она до некоторой степени индивидуализирована и выражает потребности, особенности, вкусы и привычки данной особи. Животные, как правило, более активны и истребляют обычно большое количество других организмов. Однако даже наиболее пассивные виды живых существ оказывают значительное влияние на внешнюю среду и при отсутствии сопротивления своей деятельности быстро могли бы изменить весь состав биогеоценоза (что иногда и наблюдается). Всей своей жизнедеятельностью особи любого вида организмов воздействуют на биогеоценоз и тем самым «информируют» его о состоянии своей популяции. Свойства особи (фенотипа) данной популяции проявляются в формах ее активности (жизнедеятельности). Однако они бывают отмечены и внешними признаками, характеризующими особей данного вида и также в значительной мере индивидуализированными. Эти внешние признаки играют известную роль как средства информации, передаваемой от особи к особи той же популяции, а иногда и к особям других видов. Эта информация входит в понятие обратной информации и подлежит такому же контролю и преобразованию в биогеоценозе.

Наглядный пример хорошо видимой обратной информации и ее значения в контроле и регуляции эволюционного процесса — информация, передаваемая другим особям того же вида (как элементам того же биогеоценоза) посредством внешних сигналов — видовых признаков окраски, формы, поведения, звуков, запахов и т. д. С помощью этих признаков особи одного вида связываются между собой иногда для совместных форм жизнедеятельности и защиты (стадный образ жизни многих млекопитающих, стаи птиц, косяки рыб). В некоторых случаях внешние сигналы служат для предостережения, способствуя спокойному течению нормальной жизнедеятельности.

Еще более заметно значение передачи тех же или подобных сигналов особям другого пола как средства, способствующего спариванию, т. е. проявлению половой активности. Большое значение этих сигналов приводит иногда к очень резкому их выражению и даже к кажущейся гипертрофии. Таковы ярко выраженные вторичнополовые признаки многих животных. Все они способствуют спариванию, т. е. оставлению потомства. Все они служат внешними сигналами, отмечающими активность особей. Во всех таких признаках проявляются и формы индивидуального состязания, особенно активного часто между самцами. Они ведут к естественному (половому) отбору наиболее эффективных средств информации через контроль данной формы жизнедеятельности (т. е. спаривание и оставление потомства).

Все эти формы информации представляют собой частные, но весьма наглядные примеры, показывающие значение обратной информации для контроля и регулирования эволюционного процесса.

КОНТРОЛЬ ФЕНОТИПОВ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Популяция воздействует на биогеоценоз посредством активной деятельности ее особей. Это мы рассматриваем как обратную информацию о состоянии популяции.

Активная деятельность особей контролируется внешними по отношению к популяции факторами биогеоценоза, именно, с одной стороны, организмами, для которых особи данной популяции являются пищевым материалом, и, с другой стороны, наличием пищевых материалов и других жизненных средств, необходимых для поддержания собственного существования и для оставления потомства.

Уничтожающие факторы имеют всегда случайный характер и они не входят в механизм контроля как необходимый его элемент. Более того, массовое уничтожение особей случайными внешними факторами может иметь лишь отрицательное значение в жизни и эволюции популяции.

Вред прямого истребления снижается по мере уменьшения ценности (и доступности) особей как кормового материала, и, однако, даже полная несъедобность не может стать для них фактором прогрессивной эволюции. Фактором прогрессивной эволюции может быть лишь активная роль популяции в поддержании своей жизни и размножении и в защите своей жизни и жизни потомства. В этой активности выражаются наследственные свойства фенотипов и их способность добывать необходимые жизненные средства.

Поэтому, учитывая контролирующее значение жизненных ресурсов внешней среды, мы все же выдвигаем значение внутренних соотношений в самой популяции и в особенности форм жизнедеятельности и уровня активности отдельных ее особей.

Как уже неоднократно отмечалось, обратная информация от популяции к биогеоценозу передается именно через посредство форм актив-

ности ее особей (фенотипов), из которых важнейшее — добывание жизненных средств. Контролируется и ограничивается эта активность в биогеоценозе наличными запасами пищевых материалов и их доступностью, т. е. затратой энергии на их добывание. Максимум использования пищевых ресурсов при минимальной затрате энергии является источником сил и сопротивляемости организма. Наиболее активные особи нормально развиваются и оставляют потомство. Менее успевающие и потому менее устойчивые особи гибнут в борьбе с хищниками, болезнями или климатическими невзгодами. Результатом жизненного цикла особи может быть либо поддержание своей жизни вплоть до оставления потомства, либо преждевременная гибель без оставления потомства. Так как при ограниченных запасах жизненных средств результат определяется в основном индивидуальными качествами особей — формами и степенью их активности, то их «оценка» является сравнительной. Такую сравнительную оценку можно назвать состязанием, соревнованием или конкуренцией, если она достигает известной остроты при нехватке жизненных средств.

Решающими в этом состязании являются именно индивидуальные качества особей данной популяции. Таким образом, это состязание внутригрупповое. Понятно, что при отсутствии различий между особями, т. е. во вполне однородной популяции, такое состязание не приведет ни к какому результату. Состязание происходит между разными особями внутри популяции. Результаты состязания определяются, конечно, не только составом популяции, но и запасами жизненных средств во внешней среде, т. е. взаимодействием внешних и внутренних факторов. Следовательно, механизм контроля осуществляется силами биогеоценоза (куда входит и популяция). Основным, но не единственным критерием служит при этом соотношение между активностью каждой особи и наличными запасами жизненных средств в биогеоценозе.

Объектом контроля является фенотип особи, а средством контроля — те факторы среды, с которыми особь нормально сталкивается в своей жизнедеятельности (в первую очередь жизненные средства). Каждая особь сталкивается со многими внешними факторами, и ее качества испытываются многократно в течение всего жизненного цикла, т. е. на всех стадиях ее развития. При этом происходит не только последовательная смена внутренних факторов, характеризующая онтогенез особи и его потребности, но также и смена факторов внешней среды с ее запасами различных жизненных средств. Иногда это — довольно резкая смена всей жизненной обстановки, связанная с коренным изменением форм активности (эмбриональный период, личиночный, возрастные изменения, смена форм дыхания и питания, сезонные и локальные изменения, активный переход из одной среды в другую и т. д.).

Все закономерные изменения во внешних факторах играют свою роль в контролировании жизнедеятельности отдельных особей и всей популяции в целом. Метод оценки особей, таким образом, весьма сложен и совершенен. При этом используются все факторы среды, связанные так или иначе с жизнью особи. Все необходимые факторы для поддержания жизни мы называли суммарно жизненными средствами. В этой сложной обстановке соревнования решающее значение приобретают индивидуальные качества особей. Очевидно, мы и эти качества особей можем суммарно обозначить как способность извлекать и использовать жизненные средства. Хотя это и основное в оценке фенотипа, все же нельзя не учитывать и другого — способности уклоняться от неблагоприятных влияний, которые могут преждевременно прервать жизнь особи. Учитывая все свойства особей (фенотипов), которые имеют решающее значение

при сравнительной их оценке в биогеоценозе, мы говорили о формах жизнедеятельности или формах активности отдельных особей. Эти качества, несомненно, доступны для экспериментального и количественного учета.

Состязание особей в способности добывать и использовать жизненные средства — основа теории Дарвина. Контрольный механизм биогеоценоза представляет собой не что иное, как «борьбу за существование» Дарвина, связанную с естественным отбором.

Мы, однако, сознательно несколько упростили здесь представление о борьбе за существование. Мы ограничились рассмотрением состязания в формах жизнедеятельности и притом главным образом в овладении жизненными средствами, оставив на втором плане состязание в средствах борьбы с неблагоприятными влияниями климата, с болезнями, хищниками и т. п. Хотя и эти факторы играют известную роль контролирующего механизма и решающее значение здесь также имеют различные формы активности организма, мы их рассмотрим в дальнейшем отдельно (см. помехи), так как результаты их влияния существенно отличны. Несомненно, что основное, ведущее значение имеет контроль активности особей в овладении жизненными средствами. Таким образом, во всей бесконечно сложной и поэтому трудно анализируемой «борьбе за существование» существенное значение имеет лишь контроль фактического использования пищевых материалов биогеоценоза. Контроль этот всегда многостепенен. Предварительным результатом положительной оценки оказывается переживание, спаривание и размножение данной особи. Дальнейшая оценка осуществляется через переживание, спаривание и размножение фактически оставленного потомства данной пары и т. д.

Контролирующий механизм биогеоценоза осуществляет свою функцию через посредство сопоставления фенотипов отдельных особей. Так как фенотипы отражают наследственные свойства особей, то результат этого контроля, выражающийся в естественном отборе наиболее «приспособленных» особей, оказывается довольно сложным. Ввиду указанной связи контролирующий механизм биогеоценоза служит косвенным средством контроля:

наследственных свойств каждой особи (постольку, поскольку они обнаруживаются в ее фенотипе);

наследственной информации (поскольку нарушения ее передачи выявляются на фенотипах) и качества преобразования наследственной информации в индивидуальном развитии (которое непосредственно определяет свойство фенотипа).

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИНФОРМАЦИИ В ПОПУЛЯЦИИ

Контроль фенотипов — наиболее существенная предпосылка для преобразования информации. Хотя контроль фенотипов имеет основное значение в механизме преобразования информации, мы все же рассматривали его отдельно, так как он проявляется по-разному и, главное, осуществляется в другой системе. Контроль осуществляется внутри всей системы биогеоценоза (на основании сопоставления особей популяции с наличными жизненными средствами), а естественный отбор протекает внутри самой популяции.

Преобразование обратной информации состоит в изменении состава популяции и вместе с тем сопровождается преобразованием наследственной информации. Результаты преобразования выражаются вполне ясно

и четко в форме естественного отбора, который легко доступен как для полевого, так и для экспериментального исследования. Поэтому мы ограничиваем здесь рассмотрение механизма преобразования только под действием естественного отбора. Не будем только забывать, что сам естественный отбор протекает под руководящим влиянием взаимоотношений в биогеоценозе, т. е. на основании оценок в разобранных формах контроля.

Как контроль, так и связанный с ним естественный отбор осуществляются в течение всей жизни особи. Хотя браковка, т. е. элиминация, или отрицательная оценка, возможна лишь однократно, в одном испытании, она может выпасть на любую стадию развития, на любой возраст. Наоборот, переживание и оставление потомства означает положительную оценку во всех многообразных испытаниях на протяжении всей жизни особи. Поэтому элиминация, т. е. отдельная «неудача», при одном лишь испытании имеет в значительной мере случайный характер. С другой стороны, отбор, т. е. положительная оценка при многократных испытаниях в течение всей жизни, получает значение гораздо более достоверного, правильного, почти безошибочного результата. Во всех испытаниях основное значение имеет уровень общей жизненной активности, которая всегда дает особи известные преимущества. Однако формы этой активности могут быть неодинаковыми и могут получить разную оценку в разных условиях существования.

В этих разных формах жизненной активности и проявляется «приспособленность» организма к данным условиям внешней среды. Способность обеспечить себя жизненными средствами — важнейшее выражение приспособленности. Поскольку в течение жизни любого организма меняются потребности в жизненных средствах и, в частности, как в количестве, так и в качестве пищевых материалов, то и приспособления особи на протяжении всего жизненного цикла также меняются. Все это обеспечивается непрерывным контролем и действием естественного отбора. (Жизненная устойчивость организма определяется, конечно, не только его способностью обеспечить свою жизнь необходимыми для этого средствами. Она выражается и в формах защиты от неблагоприятных внешних влияний. Это — другая сторона приспособленности организмов, и мы ее рассмотрим в дальнейшем).

Естественный отбор принимает разные формы в различных условиях существования, и это зависит как от состояния биогеценоза, так и от особенностей и жизненных потребностей популяции. При изобилии жизненных средств преимущества могут получить и не столь «приспособленные», но зато активные и плодовитые особи. Наоборот, при недостатке необходимейших материалов селекционные преимущества будут на стороне наиболее точно «приспособленных» и даже узко специализированных особей с наиболее экономным обменом, хотя бы и за счет некоторого снижения общего уровня их активности.

Если общее состояние биогеоценоза выражается в среднем известной уравновешенностью и его элементы вполне приспособлены к условиям существования в биогеоценозе, то естественный отбор будет в основном удерживать особей каждой популяции на «нормальном» уровне их приспособленности и тем самым поддерживать состояние равновесия (стабилизирующая форма отбора). Если же в состоянии биогеоценоза происходят сдвиги в определенном направлении (что может быть обусловлено как климатическими изменениями, так и изменениями в составе его населения, например вторжением новых форм или вытеснением какихлибо прежних компонентов), то естественный отбор будет идти в пользу известных уклонений, более отвечающих изменившимся условиям суще-

ствования. Это ведет к новым приспособлениям и перестройке организации (движущая форма естественного отбора).

В масштабе геологического времени такие сдвиги происходят всегда и неуклонно. Однако в любой данный момент почти всякий биогеоценоз можно рассматривать как находящийся в состоянии равновесия. Поэтому стабилизирующая форма естественного отбора отражает условия данного момента, а движущая форма отбора — основа исторического преобразования организмов. Так как история всегда определяется соотношением сил в каждом данном дифференциале времени, то стабилизирующая форма естественного отбора играет свою и притом немаловажную роль в процессе эволюции.

Какие бы формы ни принимал естественный отбор, он всегда приводит не только к изменению состава популяции, но и к перестройке наследственной основы составляющих ее особей, т. е. к преобразованию наследственной информации, и в этом основное его значение. Естественный отбор, т. е. переживание наиболее приспособленных, является положительной оценкой фенотипа. Последний, однако отражает свойства генотипа (в известных условиях развития особи). Таким образом, вместе с фенотипами отбираются и соответствующие генотипы. В результате получается преимущественное размножение одних фено-генотипов и вытеснение других. Таким образом меняется состав популяции.

При половом размножении, а это следует рассматривать как правило, дело обстоит еще сложней. При делениях созревания (мейозисе) происходит конъюгация и перераспределение хромосом, а отчасти и обмен их частями в соответствующих парах (перекрест). Половые клетки получают наследственную информацию от зрелой особи в половинном объеме и в разных вариантах. При оплодотворении происходит новое комбинирование, и в результате зиготы получают новую наследственную информацию. Эта последняя является комбинированной информацией от двух особей, апробированных системой контроля биогеоценоза и отобранных из состава данной популяции (табл. 1). Таким образом, хотя естественный отбор протекает по оценке фенотипов, он приводит к преобразованию наследственной информации, т. е. генотипов. В этом случае мы имеем, следовательно, преобразование обратной информации, передаваемой фенотипами на уровне организации особи, в наследственную информацию, передаваемую на молекулярном уровне организации хромосом клетки. Преобразование наследственной информации при половом размножении лишь начинается естественным отбором. Оно продолжается ее перераспределением при созревании половых клеток и завершается новым комбинированием при образовании зиготы. В этом и выражается все преобразование (табл. 2). Последнее протекает внутри самой популяции и захватывает так или иначе каждую особь. Все это заставляет нас отделить факторы преобразования информации, протекающие внутри популяции от факторов контроля, осуществляющихся внутри всего биогеоценоза в целом, хотя эти последние факторы и имеют решающее значение как материальная основа всего преобразования.

ЗНАЧЕНИЕ ПОМЕХ В ПЕРЕДАЧЕ ИНФОРМАЦИИ И БОРЬБА С ПОМЕХАМИ

Передача информации часто искажается по самым различным причинам (в звуковой передаче искажения воспринимаются как шумы различного характера). Причины эти могут лежать в построении самой передающей системы, т. е. в несовершенстве использованных средств

Таблица 1

Преобразование обратной информации в популяции

Объект преобразования и средства связи (по первому каналу): популяция особей с их наследственной информацией (генотипами), передаваемой по межклеточному каналу и преобразуемой в процессах индивидуального развития в носителей обратной информации — фенотипы.

Средства обратной связи (по второму каналу): Фенотипы особей и формы жизнедеятельности как важнейшая их характеристика.

Внешние факторы по отношению к популяции	Контроль фенотипов	Преобразование информации	Результат преобразования	Направление эволюции
Жизненные средства, включая средства, необходимые для размножения	Сравнительная оценка особей по их способности использовать жизненные средства (активное внутригрупповое соревнование)	Естественный отбор особей по фенотипам (формам активности). Спаривание апробированных особей	Перекомбинирование наследственной информации в процессах размножения. Изменение генетического состава популяции	Увеличение жизненной активности. Адаптация. Усложнение организации
Помехи, т. е. случайные факторы, ограничивающие жизнедеятельность популяции (хищники, паразиты, болезни, климатические невзгоды)	Сравнительная оценка особей по их способности противостоять или избегать влияния помех (пассивное внутригрупповое соревнование)	Естественный отбор особей по фенотипам (формам защиты). Спаривание апробированных особей	Перекомбинирование наследственной информации в процессах размножения. Изменение генетического состава популяции	Выработка средств защиты, т. е. увеличение помехоустойчивости в передаче обратной информации. Повышение качества информации

Таблица 2

Наследственная информация и ее преобразования

Объект преобразования и средства связи: наследственный код и информация, передаваемая от зиготы через посредство клеточных делений при индивидуальном развитии особи до первичных половых клеток и, после отбора и перекомбинирования в половом процессе, к зиготе следующего поколения

Внешние факторы по отношению к клетке и особи	Передача информации при клеточных делениях	Преобразование информации	Контроль и отбор в биогеоценозе	Преобразовани информации	Результат
Средства питания	Нарастание, разделение и восстановление генов и хромосом. Равномерное распределение по дочерним клеткам	Индивидуальное развитие фенотипов как носителей обратной информации	Оценка фенотипов. Естественный отбор генотипов по их фенотипам	Перераспределение наследственного материала при мейозисе и комбинирование в половом процессе	Изменение наследственного кода, обеспечивающее развитие более приспособленного фенотипа
Помехи, т. е. случайные уклонения во внешних факторах (радиация, температура, химические реагенты)	Нарушение информации, т. е. мутации	Нарушение индивидуального развития, т. е. морфозы	Элиминация неблагоприятных нарушений фенотипа. Стабилизирующий отбор	Перераспределение наследственного материала при мейозисе и комбинирование в половом процессе	Увеличение помехоустойчивости наследственного кода, механизма его передачи и преобразования. Устойчивость фенотипов

передачи, но могут вноситься в систему извне. Обычно результаты влияния помех имеют объективно случайный характер — отдельные искажения не могут быть предсказаны и отнесены к определенному моменту времени. Однако после их изучения они могут быть охарактеризованы и оценены в своем среднем значении.

В рассматриваемых нами биологических системах наблюдаются такие же случайные нарушения передачи информации как в первом, межклеточном канале передачи наследственной информации, так и во втором канале передачи обратной информации от популяции к биогеоценозу.

Помехи в передаче наследственной информации

В передаче наследственной информации искажения, очевидно, частью возникают в самой системе, т. е. имеют внутриклеточное, внутриядерное или даже внутрихромосомное происхождение (на это указывает увеличение частоты мутаций при повышении температуры, Тимофеев-Ресовский), однако чаще всего они возникают, несомненно, под влиянием внешних воздействий, особенно радиационных и химических.

Результаты таких влияний, т. е. искажения передачи наследственной информации, проявляются в виде дискретных наследственных изменений, имеющих также объективно случайный характер. Такие изменения называют мутациями. Случайное появление новых мутаций, конечно, не означает, что явление мутабильности не закономерно. Однако эта закономерность явно стохастическая. Случайность мутаций не означает и их недетерминированности. Каждая мутация определяется действием некоторых внешних и внутрисистемных факторов. Однако в виду сложности всей внутриклеточной системы эти факторы пока еще не расшифрованы. Впрочем, биохимический анализ хромосом и новейшие попытки экспериментального вмешательства в их строение путем химических воздействий приведут, очевидно, в ближайшее время к полному вскрытию механизма возникновения мутаций.

Все такие влияния, искажающие правильность передачи наследственной информации, независимо от их происхождения, мы будем называть помехами. Основным их источником будем считать внешние воздействия. Эти воздействия могут привести к возникновению мутаций, т. е. к изменению отдельных генов, к их перераспределению через разрыв и перестановку частей внутри хромосом или между хромосомами, к выпадению части в одной хромосоме и удвоению такой же части в ее партнере. Они могут привести и к увеличению числа отдельных или всех хромосом. Во всех этих случаях изменения так или иначе проявляются в процессах преобразования наследственной информации в индивидуальном развитии и в фенотипе данной особи. Наиболее ярко бывают выражены в фенотипах именно генные мутации. Все мутации мы рассматриваем как искажение информации в результате помех.

Большинство мутаций в большей или меньшей мере нарушают жизненные функции организма и при явном их выражении (особенно в гомозиготе) элиминируются в результате отрицательной оценки в контролирующем механизме биогеоценоза. Нередко они, однако, используются в процессе эволюции, особенно в различных комбинациях, при исторических изменениях в структуре биогеоценоза. Таким образом, мутации (главным образом малые мутации) приобретают иногда положительное значение в определенных условиях существования. Здесь следует отметить, что период созревания половых клеток самый чувствительный по отношению к случайным внешним воздействиям. Таким

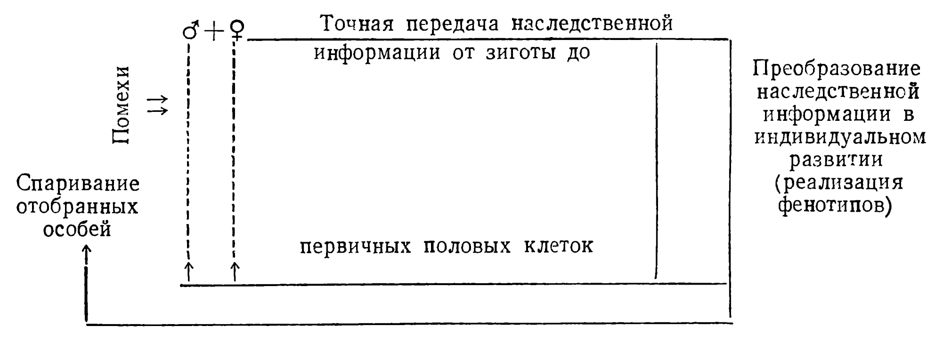
образом, мутабильность как процесс включается в самые истоки индивидуального цикла жизни и начало первого канала связи. Это обеспечивает контроль наследственных изменений на всем протяжении жизненного цикла особи (см. схему).

Очень многие мутации нарушают жизненные функции и вредны (особенно летали и мутации с резким физиологическим и морфологическим выражением). Такие мутации все же довольно редки.

Ясно, что должна быть какая-то защита механизма передачи наследственной информации от ее искажений по меньшей мере в области наиболее существенных ее частей (определяющих жизненно важные структуры и функции). Теория информации и связи знает следующие основные средства борьбы с помехами. Первое, наиболее простое средство повышения надежности информации заключается в повторении

Использование результата помех как материала для эволюции

Возникновение мутаций и их перекомбинирование при образовании половых клеток и оплодотворении. Контроль фенотипов в течение всей жизни особи (начиная с зиготы) в условиях максимальной защиты механизма передачи наследственной информации и ее преобразования от влияния помех



Преобразование информации в биогеоценозе (контроль фенотипов и естественный отбор)

сообщения. Второе — установление связей между элементами сообщения. Третье — увеличение помехоустойчивости через усовершенствование передающей системы и четвертое — изоляция от помех, т. е. защита передающей системы от проникновения внешних влияний. В передаче наследственной информации использованы все эти средства повышения помехоустойчивости. Наиболее надежное средство повышения помехоустойчивости — установление системных связей в передаваемой информации (частотная модуляция в радиосвязи). Это средство используется и в человеческой речи, как в устной передаче (модуляция губами, языком и ротовой полостью на фоне звуковых колебаний голосовых связок), так и в письменной. Фонетические символы — буквы — не комбинируются свободно, а связываются в слова. Посредством логической связи слова соединяются в предложения и т. д.

Чередующиеся пары оснований в молекуле ДНК также не комбинируются свободно. При гибридологическом анализе простейшей единицей наследственной информации оказывается ген. Число качественно различающихся генов исчисляется сотнями и тысячами. Гены представляют собой сложные единицы с глубоко индивидуальной химической структурой. Наличие этих более сложных единиц ограничивает свободу перекомбинирования элементарных химических звеньев (с парами оснований) в молекуле ДНК. Они оказываются связанными в относи-

тельно большие и устойчивые комплексы — гены. Таким образом, число возможных комбинаций и, следовательно, количество информации оказывается меньше, чем можно было бы предполагать на основании строения молекулы ДНК. Простейшая единица наследственной информации — только ген. Максимальное количество наследственной информации определяется поэтому числом генов. В действительности возможное количество информации еще много меньше. Дело в том, что в перекомбинировании генов также нет свободы. Стабильность наследственного механизма, т. е. его помехоустойчивость, увеличивается с помощью дальнейшего усложнения системных связей (между элементами информации). В хромосомах имеются и более крупные, тесно связанные комплексы — сложные гены, супергены и даже целые участки хромосом, передающиеся как непрерывное целое. Во всяком случае, степень сцепления в разных частях хромосом бывает различной (об этом говорит расхождение между цитологической и гибридологической картами хромосом) и это указывает на дифференцировку дальнейших внутрихромосомных систем связей. Во всех этих случаях связываются, очевидно, элементы наследственной информации, имеющие особо важное значение в развитии всего организма как целого.

Еще более общее значение имеет соединение всех этих наследственных элементов и комплексов в целостных хромосомах. Каждая хромосома представляет с точки зрения теории информации сложное сообщение со многими логическими связями. Наконец, механизм митотического клеточного деления обеспечивает совместную передачу полного набора хромосом. Следовательно, и все хромосомы одного набора оказываются связанными меж собой через этот механизм. Таким образом составляется полная информация об индивидуальных качествах данного генотипа. Внутрихромосомные связи, т. е. строение генов и явления сцепления, играют, следовательно, большую роль в обеспечении надежности передачи наследственной информации от зиготы ко всем клеткам организма вплоть до первичных половых клеток.

Однако надежность этой передачи не исключает возможности ее изменения и использование таких изменений в эволюции. Такие изменения очень редки при обычной митотической передаче от клетки к клетке. Они, однако, относительно легко осуществляются в процессах созревания половых клеток (в мейозисе). Конъюгация и перекрест хромосом могут вести к разрыву сцепления и обмену гомологичными частями парных хромосом. Могут быть и нарушения, ведущие к хромосомным перестройкам. Наконец, не исключены и изменения в структуре генов. Таким образом, стабильность наследственного механизма не исключает возможности его изменения, особенно во время чувствительного периода — образования половых клеток.

Самое простое средство повышения надежности информации — ее повторение (применяемое и в технике связи). В передаче наследственной информации использовано и это средство повышения помехоустойчивости. Прежде всего, под этим углом зрения можно рассматривать повторение генов с одинаковым или сходным выражением. Комбинирование таких «полигенов» приводит к количественным градациям в известных признаках организации, и в этом, быть может, их основное значение в качестве материала для эволюции (Mather, 1943). С другой стороны, однако, самый факт множественного повторения генов в полигенных системах должен приводить к известной устойчивости этих систем как средств передачи наследственной информации. Отдельное нарушение (т. е. изменение одного гена) не отзывается сколько-нибудь заметно на функции полигенной системы в целом, а следовательно, и не

вносит особых изменений в фенотип. Это очень выгодное для эволюции сочетание некоторой лабильности и возможности градуальных изменений с довольно высокой устойчивостью. При перестройках хромосом возникают иногда повторности частей, называемые дупликациями. В гетерозиготной форме дупликации содержат трехкратное, в гомозиготной форме — четырехкратное повторение некоторого участка хромосом. Так как в нормальных хромосомах слюнных желез дрозофилы встречаются повторения участков со сходным строением (Bridges, 1935), то весьма вероятно, что дупликации нередко приобретали положительное значение в процессе эволюции. И в этом случае их значение могло заключаться в том же счастливом сочетании известной лабильности (возможности отдельных мутаций) с высокой устойчивостью наследственной передачи вследствие наличия повторных участков. Наследственная информация в целом не нарушается при наличии отдельных «ошибок» в одном из повторных сообщений. Все это, однако, лишь частные случаи повторности некоторых, быть может особенно существенных, элементов наследственной информации. Зато всеобщее значение имеют повторения одинаковых хромосом в диплоидном организме. Значение диплоидности как защиты от повреждающего действия мутаций общеизвестно — в гетерозиготном состоянии большинство мутаций не имеет заметного выражения. Диплоидность поэтому, с одной стороны, допускает наличие мутационных изменений и, с другой стороны, подавляет их фенотипическое выражение. В этом опять ясно проявляется положительная роль повторностей в передаче наследственной информации. С одной стороны, возможность ее нарушений (что может быть использовано в процессе эволюционных преобразований) и, с другой стороны, все же достаточно надежная ее передача.

Еще выше должна быть помехоустойчивость полиплоидного организма. В этом случае многократное повторение тех же хромосом, несомненно, сильно увеличивает надежность передачи наследственной информации и ее преобразования, а следовательно, и фенотипическую стабильность организации. Многократно отмечавшаяся стабильность полиплоидов растений в более суровых климатических условиях есть, очевидно, выражение этой помехоустойчивости. Вместе с тем полиплоидия обеспечивает большую потенциальную пластичность организма в эволюционных процессах.

Несомненно, что в повышении стабильности механизма наследственной передачи большую роль сыграли и последние два средства увеличения помехоустойчивости — усовершенствование передающей системы и изоляции, т. е. защита от внешних влияний. Стабильность передающей системы поддерживается химической устойчивостью молекул ДНК, их связью в генах и хромосомах, весьма совершенным механизмом клеточных делений. Кроме того, весь наследственный материал («код») хорошо изолирован ядерной оболочкой и телом клетки от каких бы то ни было внешних влияний. Все такие влияния опосредствуются прежде всего организмом в целом с его многочисленными регуляторными механизмами (гомеостатом) и затем самой клеткой, представляющей собой также элементарный регуляторный механизм. Таким образом снимается вся специфика внешних воздействий.

Помехоустойчивость наследственной информации оказывается поэтому исключительно высокой. В ее обеспечении сыграли свою роль все возможные средства: повторность сообщений (в хромосомах и в парах хромосом), связность знаков и их комплексов в целых сообщениях (в генах, хромосомах и их наборах), стабильность всего механизма передачи (химическая устойчивость и механизм клеточного деления) и

изоляция от помех (через посредство регуляторных механизмов организма и клеток). К этому следует добавить, что и процессы преобразования информации в индивидуальном развитии также хорошо защищены от «ошибок» высокой селективностью восприятия (применяемой и в технике) в частях развивающейся особи, специфичностью реакций преобразования (как и в технике), а также сложной системой внутренних связей (гомеостатом).

Помехи в передаче обратной информации через фенотип

Если передача обратной информации осуществляется в различных формах активного воздействия особей данной популяции на биогеоценоз, то все нарушения активности, т. е. жизнедеятельности отдельных особей мы, очевидно, должны обозначить как результат помех. Источниками помех могут быть и в этом случае внутрисистемные причины — дефекты морфофизиологической организации фенотипов. Однако основные помехи — неблагоприятные влияния факторов неорганической среды (климата и т. п.) и в особенности воздействия биотических факторов — болезней паразитарных инвазий, которые могут сильно снизить активность пораженных особей, а могут и прервать их жизнь, и хищников, которые также препятствуют свободному проявлению жизнедеятельности и вместе с тем истребляют более или менее значительное число особей. Все эти внешние воздействия на популяцию имеют такой же объективно случайный характер, так и любые типичные помехи. Естественно, что и против этих помех вырабатываются свои средства защиты.

Помехоустойчивость в передаче обратной информации достигается также различными средствами. Большую роль и здесь играет повторение сообщений. Хотя каждая особь — целостный носитель информации, это не значит, что последняя неразложима. Фенотип особи составляется из очень многих признаков более или менее тесно спаянных. Связность сообщения здесь очень велика и фенотип весьма устойчив, в особенности в наиболее существенных чертах своей организации. И в этой организации особи встречаются повторности, такие, как антимерия и метамерия. В каждой ткани — многократные повторности клеточных элементов. Все это, вместе взятое, должно способствовать устойчивости особи и надежности обратной информации от популяции в целом.

Каждая особь — самостоятельный и дискретный носитель информации. Хотя каждая особь глубоко индивидуальна, т. е. отличается от любой другой особи по многим признакам и даже по всей организации в целом, однако в своих существенных чертах каждая особь повторяет любую другую особь данной популяции и даже данного вида. Таким образом, допуская варианты информации, их основа остается, в общем, одной и той же. Именно в своей наиболее существенной части информация повторяется в каждой особи. Поэтому информация, исходящая от всей популяции в целом, оказывается в своей сущности вполне застрахованной даже при гибели многих особей.

Своеобразным проявлением повторности особей данного вида в наиболее существенных чертах своей организации служат также различные формы полиморфизма. В некоторых случаях они могут послужить основой для развития следующей ступени повторности — географических и экологических форм — и, наконец, привести к новым видовым повторностям. Явления полиморфизма требуют довольно сложного генетического механизма, регулирующего закономерный характер повторно-

сти. Гораздо проще это достигается при частичном (по полам, по сезонам или по циклам размножения) или полном отказе от спаривания при половом процессе. Партеногенез, апогамия, вегетативное размножение приводят к групповой однородности, т. е. к повторению одних и тех же фенотипов (в линиях, клонах и т. п.). Все эти явления, по-видимому, связаны с наличием значительных помех, именно с большой истребляемостью (различными факторами, как биотическими, так и абиотическими). Однако во всех этих случаях качество информации повышается за счет значительного уменьшения ее количества (определяемого многообразием форм). Несомненно, что эти явления не служат показателем прогрессивной эволюции, а связаны скорее с застоем на известном уровне организации.

О значении связей между элементами информации, т. е. признаками в пределах особи, мы уже говорили. Однако возможны и зависимости между особями. В некоторых случаях наблюдается, хотя бы периодически, совместная жизнедеятельность особей разного пола попарно или стадами. Иногда особи объединяются для совместной жизни или по меньшей мере для выведения потомства в более или менее значительные колонии. Очень часто животные вообще держатся, перемещаются и кормятся стадами, стаями или косяками. Во всех этих случаях совместное кормление и размножение способствуют, очевидно, более успешному и надежному проявлению жизненной активности (т. е. передаче обратной информации), более успешной защите от хищников.

Жизненная устойчивость особей имеет, конечно, первостепенное значение для безошибочной передачи информации о состоянии популяции. В этом выражается совершенство самой системы передачи. Жизненная устойчивость достигается в основном морфофизиологической слаженностью всей организации и наличием сложной системы регуляторных механизмов. Еще большее значение имеет создание некоторого избытка активности. Избыток активности проявляется у высших позвоночных в особенности в виде известного запаса в организации центральной нервной системы, который играет исключительную роль в прогрессивной эволюции высших млекопитающих (и в происхождении человека). В этих случаях помехоустойчивость достигается не только уклонением от опасностей, осторожностью в поведении, но и активной борьбой со всеми вредными влияниями.

Наконец, большое значение в передаче обратной информации имеет также изоляция от помех. Особи — единственные свободные носители информации. Поэтому они непосредственно сталкиваются с самыми разнообразными внешними воздействиями. Защита от таких влияний приобретает первостепенное значение. В защите от абиотических влияний, которые могли бы нарушить нормальную жизнедеятельность особей, основное — их общая устойчивость. Однако большое значение имеют и методы пассивной защиты, т. е. изоляция. Сюда относится временный покой растений и животных (анабиоз, спячка). Временный покой животных связан нередко с использованием разного рода укрытий для защиты от холода или от летнего зноя. Растения изолируются от влияния засухи сокращением испарения. От хищников и вредителей вырабатываются, кроме средств активной борьбы (у животных), также меры пассивной защиты: твердость покровов, шипы и колючки (как у растений, так и у животных), иногда и ядовитые вещества тканей (у растений) или выделений желез (у животных). У животных к этому прибавляются маскировка (защитные окраска, форма), предупреждающие сигналы защищенных форм и мимикрия, или маскировка под защищенные формы (ложная информация). Наконец, у высших животных

основную роль играют инстинкты, позволяющие им избегать встречи с хищниками, рано их распознавать и скрываться от них. Во всех этих случаях организм защищается от хищников или вредителей путем изоляции от их воздействия. Таким образом, популяция в значительной мере охраняется от чрезмерного влияния помех в передаче информации. В эволюции высших животных известную роль в этом смысле играло прогрессивное развитие защитных средств кожных покровов — чешуя, волосы, но, кроме того, и общее увеличение размеров тела.

Важный фактор изоляции у растений — одеревенение тканей и развитие твердой коры. Прогрессивная эволюция растений всегда подавлялась деятельностью травоядных животных и суровыми условиями континентальных климатов. Развитие помехоустойчивости у прогрессивных видов многократно приводило к возникновению древесных форм, защищенных зимним покоем от мороза и иногда также летним покоем от засухи. Древесные формы, как правило, хорошо защищены и от высших травоядных животных. Однако древесные растения, вследствие медленной смены генераций, всегда отставали в своей эволюции от травянистых форм и вытеснялись затем новыми древесными растениями, развившимися из опередивших их травянистых.

Из сказанного, конечно, не следует, что эволюция древесных форм определялась в основном влиянием повреждающих факторов. Основное значение имела борьба за максимальное использование световой энергии для фотосинтеза.

Мы определили помехи как случайные внешние влияния. Если, однако, они являются постоянными элементами биогеоценоза, то их действие вполне закономерно. Они входят в состав контролирующего механизма и, следовательно, через внутригрупповое сопоставление особей влияют на ход естественного отбора. Таким образом, они участвуют в преобразовании информации и определяют также направления эволюционного процесса. Эти направления сводятся, однако, в данном случае не столько к общему прогрессу организации, сколько к частным адаптациям, т. е. к выработке средств защиты от помех. Впрочем, достигнутая мера помехоустойчивости сама определяет затем и возможности прогрессивной эволюции.

ЗНАЧЕНИЕ НЕПОСРЕДСТВЕННОГО ВЛИЯНИЯ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Как бы организмы ни были защищены от помех в передаче информации, все же эта защита далеко не абсолютная. Поэтому влияние случайных внешних факторов всегда сказывается на фенотипах популяции, а также и на процессе эволюции. Нарушения в передаче наследственной информации, выражающиеся в фенотипе как мутации, всегда проходят через механизм контроля в биогеоценозе и в большинстве случаев элиминируются. Иногда они, однако, приобретают положительное значение (главным образом в комбинациях), преобразуются и используются в прогрессивной эволюции. Это возможно лишь при безотказной работе механизма контроля. Так как мутации представляют нарушения нормальной организации и нормальных функций организма, то бесконтрольное накопление мутаций ведет всегда к дезинтеграции и распаду организации — деградации. Если контроль снимается лишь в отношении некоторых органов или признаков, то деградируют — редуцируются — именно эти органы или признаки. Если контроль снимается в отношении большинства органов (в упрощенной среде), это ведет к почти всеобщей

дегенерации (у паразитов). Если контроль снимается в отношении признаков, потерявших значение при переходе в совершенно иную обстановку, то распадаются именно эти признаки, например средства защиты, окраска и другие признаки при одомашнении. Таким образом, непосредственное влияние нарушений в передаче наследственной информации, т е. помех как случайных факторов, всегда имеет дезорганизующий характер.

Помехи в передаче обратной информации, т. е. случайные факторы, нарушающие, сокращающие или прерывающие жизнедеятельность особей известной популяции, сами по себе также оказывают дезорганизующее влияние на передачу информации и на структуру всей популяции. Информация сокращается количественно и может быть сильно искажена. В случае избирательного уничтожения по полам или возрастам (например, преимущественное истребление самок, молоди или яиц) это может оказать резко отрицательное влияние на состав популяции. Чем более мощным является уничтожающий фактор, тем более общий характер приобретает элиминация особей. Сокращение численности компенсируется тогда только увеличением плодовитости. Во всяком случае, никакие помехи, как случайные внешние воздействия, сами по себе не являются факторами прогрессивной эволюции. Входя, однако, как постоянный элемент в состав биогеоценоза, они становятся вместе с тем частью его контролирующего механизма и через процесс естественного отбора принимают участие в эволюционных преобразованиях по пути развития частных адаптаций (главным образом средств защиты).

Таким образом, воздействия внешних факторов на механизм передачи информации, несомненно, имеют известное значение и являются источником изменений, лежащих в основе эволюционного процесса. Однако их использование возможно только посредством контролирующего и регулирующего механизма биогеоценоза.

Непосредственные воздействия внешних факторов на преобразующий механизм индивидуального развития могут повлечь за собой и изменения фенотипа в тех случаях, когда они выражают некоторые уклонения от нормы. Наоборот, обычные влияния внешних факторов входят в условия нормального течения процессов индивидуального развития. К ним организм «приспособлен», и они участвуют в самой реализации этой приспособленности.

При нормальном преобразовании наследственной информации в индивидуальном развитии происходит, несомненно, сложная цепь биохимических и морфологических изменений. Эти изменения происходят во взаимодействии частей развивающегося организма и во взаимодействии всего организма в целом с факторами внешней среды. При этом, как правило, сам наследственный материал (код) сохраняется или, точнее, воспроизводится в неизмененном виде, и притом не только в зачатковом пути и в первичных половых клетках, но и в соматических. Это видно по закономерному воспроизведению унаследованных признаков не только при половом размножении, но и при вегетативном. В последнем случае источником воспроизводимого материала, из которого строится дочерняя особь, будут соматические клетки, которые уже претерпели преобразование (почкообразование у мшанок, у оболочников, различные формы вегетативного размножения у растений). И все же из дифференцированного соматического материала развиваются нормальные полноценные особи, которые даже с особой точностью воспроизводят наследственные свойства своих родителей.

Непосредственно внешние факторы затрагивают лишь механизм преобразования информации в индивидуальном развитии. Их влияние не может быть передано прямо на наследственный материал, который

достаточно устойчив и защищен от повреждающих факторов благодаря регуляторным механизмам клетки и организма в целом. Косвенное влияние через процессы нарушенного клеточного обмена не может быть специфическим, оно может выразиться лишь в возникновении «неопределенных» случайных мутаций. Если такое влияние скажется на половой клетке или зиготе, то это и будет мутация, которая может приобрести положительное значение лишь в известных условиях и, во всяком случае, должна пройти через обычный механизм контроля. Если же это влияние обнаруживается на более поздней стадии развития и коснется лишь части организма, то это будет соматическая мутация, которая может быть использована (через механизм контроля) лишь в редких случаях при вегетативном размножении или у организмов с поздним обособлением зачаткового материала (губки, гидроиды, растения).

Как уже указывалось, «неопределенность» мутаций есть результат сложного опосредствования всех внешних влияний, при котором вся специфика последних снимается. Этот вовсе не значит, что мутирование лишено какого бы то ни было направления. Наоборот, мы знаем, что некоторые мутации возникают гораздо чаще других. Несомненно, что это определяется разной устойчивостью отдельных генов, а также систем передачи и отдельных звеньев механизма преобразования наследственной информации. Это может вызвать и картину направленного мутирования. Если некоторая мутация связана с изменением в морфогенной системе, выходящим за пределы нормального реагирования, то дальнейшие изменения в том же направлении должны происходить с гораздо большей легкостью. Если пороговый уровень преодолен, защитный механизм преобразования прорван, то открывается свободный канал для дальнейших изменений. Конечно, это может привести к эволюционным преобразованиям лишь в том случае, если направление мутирования получит благоприятную оценку в контрольном механизме биогеоценоза. Вероятно, многие мутации представляют собой специфический ответ на некоторые внутриклеточные продукты обмена, возможно, что они имеют даже до известной степени «приспособительный» характер. Однако такие реакции могут рассматриваться только как внутрисистемные «приспособления». Они могут лишь «случайно» оказаться благоприятными для всего организма в целом. Их судьба решается, во всяком случае, только в процессах контроля и естественного отбора.

Здесь следует особо отметить, что в мутировании нет свободы изменений каждого гена и ни в какой мере нет равновероятности мутаций. Мутабильность определяется строением всей передающей системы и ограничивается наличием сложной системы связей и взаимозависимостей не только в хромосомах, но и во всей клетке в целом. Кроме того, фенотипическое выражение мутации определяется и ограничивается наличным механизмом индивидуального преобразования.

Наследственный код очень хорошо защищен от обычных внешних влияний, что имеет исключительно большое значение для точной передачи наследственной информации из поколения в поколение и для возможности контролируемого ее преобразования в процессе эволюции. Однако это имеет не меньшее значение и для возможности контроля и регуляции процессов индивидуального развития. Этот контроль и регуляция осуществляются, несомненно, при самом активном участии наследственного материала. Возможность такой регуляции сама уже предполагает известную стабильность контролирующего и регулирующего механизма. Развивающийся организм может, таким образом, контролировать и изменения, индуцируемые внешними факторами.

Необычные уклонения во внешних факторах могут нарушать преобразование информации в течении процессов онтогенеза и могут привести к необычным изменениям фенотипа. Фенотип оказывается искаженным (морфозы). Он не отражает свойств генотипа в обычных условиях его реализации. Поэтому и обратная информация оказывается ложной. Это крайне затрудняет контроль в биогеоценозе. Обычно такие уклонения (морфозы) элиминируются по фенотипам (хотя их генотипы могут быть вполне полноценными).

Следовательно, внешние влияния могут в некоторых случаях нарушить механизм преобразования информации в индивидуальном развитии. Так как это преобразование происходит только в соме, то его нарушение не касается зачатковых клеток (а если оно и коснется их, то это будет мутация). Фенотип оказывается измененным и, как правило, нарушенным в своих нормальных (для всей популяции) соотношениях с факторами среды. Обычно это ведет через оценку в контрольном механизме биогеоценоза к элиминации. Однако в случае, если данное уклонение получило даже положительную оценку и особь приступила к размножению, ее потомство оказывается «нормальным», неизменным, так как наследственная информация (т. е. ее код) не была нарушена. Только в одном случае, если влияние среды обусловлено индивидуальной восприимчивостью к данному влиянию, т. е. наследственными свойствами особи, новая форма реагирования может при ее положительной оценке в контрольном механизме биогеоценоза быть использована в эволюции и войти в состав «нормы» реакции данного вида организмов.

Таким образом, наследование признаков, приобретенных при жизни особи, фактически невозможно, так как это «приобретение» касается только преобразования информации в данной особи и гибнет вместе с нею. Наследственный материал не был затронут этим преобразованием и остался неизмененным.

Конечно, можно себе представить такое нарушение развития и в особенности такое изменение обмена, которое окажется вновь в роли помехи, искажающей передачу наследственной информации, т. е. нарушающей структуру наследственного кода. Это выразится опять-таки в форме мутации. Нет, конечно, никаких оснований ожидать, что фенотипическое выражение новой мутации окажется сходным с выражением фенотипа, возникшего в результате нарушения в преобразовании информации, т. е. в процессах индивидуального развития. Так как и факторы воздействия различны, и реагирующий материал (части развивающегося организма, с одной стороны, и наследственный материал хромосом — с другой) совершенно различен, то сходство в фенотипах измененной особи и ее потомства было бы исключительно невероятным событием. Как правило, результаты непосредственного действия внешних факторов на фенотип развивающейся особи не могут быть использованы в процессе эволюции. Измененная особь, даже пройдя через контроль и естественный отбор по фенотипам, не сможет передать своих свойств потомству, так как ее генотип остался прежним или изменился в совершенно ином направлении.

Внешние факторы могут влиять на формообразование особи и могут его изменять, однако они не могут его контролировать, так как каналы обратной связи от организма к внешней среде не могут быть использованы. Во внешней среде нет механизма для преобразования информации и передачи управляющих сигналов на развивающуюся особь (в системе популяции механизм преобразования имеется, но он эффективен только за пределами особи).

Изменение родителей в течение их онтогенеза, т. е. изменение, вновь приобретенное под влиянием внешних факторов и не детерминированное изменением наследственного материала (т. е. мутацией), может повлечь за собой какое-то изменение потомства (через плазму или в процессах созревания половых клеток). Однако реализация этого изменения находится вне какого-либо контроля со стороны родителей, их фенотипа или их наследственного материала, так как нет обратной связи от потомства к родителям.

Обратная информация от детей к родителям, контроль и регуляция со стороны родителей устанавливаются только у высших позвоночных — птиц и млекопитающих. Они выражаются в явлениях воспитания, т. е. индивидуального формирования основ поведения. Конечно, это воспитание не ведет к каким-либо наследственным изменениям.

Таким образом, все приобретаемые изменения могут сыграть какую-то роль в эволюции лишь при условии, что они не только индуцируются внешними факторами, но одновременно имеют в своей основе хоть какие-либо изменения унаследованной нормы реакции. В этом случае измененный фенотип отражает также и изменение генотипа. Только при этом условии оценка фенотипа в контролирующем механизме эволюции адекватна оценке его генотипа. Поэтому и естественный отбор по фенотипам приведет к преобразованию генотипа, т. е. наследственной информации, вливающейся в популяцию как новое ее приобретение.

Определенное, направленное изменение в процессе эволюции не может быть результатом прямого воздействия внешних факторов. Оно всегда основывается на случайных наследственных изменениях (мутациях) и определяется сложной системой контроля и преобразования (естественным отбором) при тесном взаимодействии внутренних и внешних факторов данного биогеоценоза. Так как мутации в своей основе случайны, то тем большее значение имеет косвенное влияние внешних факторов через механизм контроля фенотипов в биогеоценозе. Результатом этого влияния и является преобразование наследственной информации в процессе естественного отбора и комбинирование апробированных генотипов при половом размножении.

Важно подчеркнуть, что возможность успешного контроля и регуляции эволюционного процесса определяется безупречным функционированием всего регулирующего аппарата. Прежде всего, это касается безошибочной передачи наследственной информации на всем протяжении жизни особи, т. е. от зиготы до первичных половых клеток (свободным для элементарных преобразований остается лишь небольшой период созревания половых клеток). Второе условие — надежное преобразование этой информации в индивидуальном развитии. Фенотип должен быть точным выразителем генотипа (для данных условий развития и жизни). Только в этом случае контроль и естественный отбор по фенотипам означает контроль и отбор генотипов и может обеспечить их адекватное преобразование в биогеоценозе. Поэтому защита индивидуального развития фенотипа от случайных внешних влияний и ненаследуемость соответствующих изменений — необходимые условия для возможности регулируемого преобразования организма на пути его последовательного приспособления к обычным факторам внешней среды (биогеоценоза) и на пути закономерной его эволюции вообще. Приспособление организма к внешней среде возможно только через контроль, отбор и преобразование случайных изменений, возникающих при созревании половых клеток.

Говоря о значении внешних факторов, нельзя не упомянуть и о значении приспособительного реагирования. Мне многократно приходилось подчеркивать большую положительную роль непосредственного приспо-

собления организмов к изменениям во внешней среде (1939, 1942, 1946 и др.). Такое индивидуальное приспособление входит в развиваемое здесь представление о преобразовании наследственной информации в индивидуальном развитии. Оно всегда основано на унаследованных нормах реакций. Способность к приспособительным реакциям возникает на основе мутационных изменений нормы реакции и создается в результате естественного отбора наиболее благоприятных форм реагирования. Развиваясь таким образом, способность к приспособительным реакциям приобретает огромное значение как база для возникновения новых дифференцировок. Частные реакции, выделившиеся на основе общей способности приспособительного реагирования, могут получить значение постоянного приобретения (в данных условиях). В результате действия стабилизирующей формы естественного отбора такие реакции всегда входят в установившуюся «норму» и приобретают устойчивую наследственную основу. Это не требует больших наследственных преобразований, так как каналы для развития данной модификации уже выработались в предшествующей истории (при отборе форм реагирования). Необходимо лишь возникновение мутаций, которые привели бы к замене данного внешнего раздражителя внутренним. При большой специфичности унаследованных реакций и крайне малой специфичности большинства морфогенетических влияний такая замена совершается с большой легкостью путем подстановки сопутствующих влияний и изменения порогового уровня реактивности формообразовательного материала. Это — незначительные количественные изменения, которые всегда обеспечиваются обычной мутабильностью наследственного кода.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ФОРМЫ

Естественный отбор осуществляется на основании сравнительной оценки особей в контролирующем механизме биогеоценоза. Поэтому действие естественного отбора, а следовательно, и общий характер преобразования наследственной информации определяются состоянием самого биогеоценоза.

Обычно экологи рассматривают соотношения в биогеоценозе как состояние подвижного равновесия. И это правильно, так как подвижное равновесие действительно характеризует данный исторический момент, в котором производится исследование эколога. Однако мы точно знаем на основании палеонтологических, а частью и прямых исторических данных, что состав биогеоценозов неуклонно менялся, а вместе с тем менялись и характеризующие их виды организмов. Мы должны учитывать оба аспекта — с одной стороны, состояние относительного равновесия в данном дифференциале времени и факторы, поддерживающие это равновесие, и, с другой стороны, смещение точки равновесия в определенном направлении и факторы, вызывающие соответственные изменения организмов.

I. Сдвиги в соотношениях между популяцией и внешней средой нарушают точную приспособленность «нормальных» особей. Они ведут к естественному отбору некоторых уклонений от «нормы» (мутаций при агамном размножении и сложных их комбинаций при половом размножении), которые в измененных условиях существования получили какие-то преимущества в жизненном состязании с представителями прежней «нормы». Это классическая дарвиновская форма естественного отбора, ведущая через суммирование и интеграцию уклонений к изменению существующих и развитию новых приспособлений. Новые приспособления воз-

никают обычно в результате дифференцировки уже существующих, на основе принципов разделения и смены функций. Таким образом происходит непрерывное приспособление организма к меняющимся условиям существования и постепенное усложнение его строения. Эта форма естественного отбора названа мною движущей формой отбора. Преобразующее действие естественного отбора основывается при этом на использовании таких нарушений («ошибок») в передаче наследственной информации, которые после преобразования в индивидуальном развитии (т. е. в фенотипах) получают положительную оценку в контролирующем механизме биогеоценоза (в новых его условиях). Апробированные уклонения от нормы скрещиваются, комбинируются и размножаются, давая все новую наследственную информацию и, после преобразования в онтогенезе, новые фенотипы, вливающиеся в популяцию. В каждой генерации эти фенотипы проходят контроль и через естественный отбор и скрещивание преобразуют генетическую структуру и фенотипическое выражение особей всей популяции.

В результате изменяется унаследованная норма и ее код, изменяются процессы преобразования в индивидуальном развитии и изменяются фенотипы как носители обратной информации.

II. В условиях равновесия между популяцией и внешней средой (в биогеоценозе), т. е. в условиях данного исторического момента, естественный отбор поддерживает существование и размножение установившейся «нормальной» (для данного момента), организации. Отбор идет на основании селекционного преимущества нормальных особей перед всеми уклонениями от этой приспособленной нормы. Эта форма естественного отбора ведет к сокращению изменчивости, т. е. «нормализации» популяции, ее особей и признаков, и к выработке более устойчивых механизмов наследования и индивидуального развития особей. Эта форма естественного отбора названа мною стабилизирующим отбором.

Преобразующее действие стабилизирующего отбора основывается при этом на использовании небольших уклонений (мутаций) в наследственной информации, которые, не сказываясь заметно на фенотипе сформированной особи, приводят к более надежному воспроизведению установившейся нормы. Это означает увеличение устойчивости наследственного аппарата и механизма преобразования наследственной информации против различных случайных влияний, часто нарушающих нормальное течение индивидуального развития. Обратная информация о масштабе таких нарушений передается в биогеоценоз, где и происходит оценка нормальной жизнедеятельности особей в установившихся условиях существования. Преобразование этой информации через естественный отбор завершается размножением апробированных «нормальных» особей, обладающих наиболее устойчивым механизмом наследственности и индивидуального развития.

Результат действия стабилизирующего отбора — увеличение помехоустойчивости, т. е. надежности передачи и преобразования наследственной информации. Это достигается всеми возможными средствами борьбы с помехами — повторностью генов (полигены) и их комплексов (дупликации, гетеро- и полиплоидия), установлением систем связей (увеличение сцепления в супергенах, в участках хромосом и в целых хромосомах), а также усовершенствованием и изоляцией как механизма наследственной передачи, так и механизма ее преобразования в индивидуальном развитии. Вследствие элиминации всех случайных уклонений в фенотипах, в установившихся условиях существования стабилизирующий отбор ведет к максимальной защите наследственной информации от случайных внешних влияний. Защита механизма преобразования информации до-

стигается опосредствованием этих влияний в развивающемся фенотипе, именно регуляторным характером как внутриклеточных взаимозависимостей, так и всего формообразовательного аппарата. Стабилизирующий отбор ведет, таким образом, к созданию механизма авторегуляции и к возможной в данном случае автономизации процессов индивидуального развития.

Вместе с тем это ведет, конечно, и к максимальной устойчивости результатов индивидуального развития, т. е. сформированных фенотипов зрелых особей, а следовательно, и к максимальной надежности обратной информации, носителями которой являются эти фенотипы. Количество информации уменьшается с увеличением однородности («нормализацией») популяции, однако ее качество значительно повышается. Увеличивается внутренняя связь (система корреляций) между элементами организации, и каждая особь приобретает максимальную целостность. Каждая особь оказывается полноценным носителем почти всей информации, характеризующей данную популяцию. Повторность информации захватывает почти всю организацию. При максимальной устойчивости механизма преобразования информации в автономизированном индивидуальном развитии фенотип дает наиболее точное выражение свойств генотипа. Поэтому и контроль в биогеоценозе, осуществляющийся путем сопоставления фенотипов, и механизм преобразования (естественный отбор фенотипов и перекомбинирование соответствующих им генотипов) наследственной информации в биогеоценозе должны работать с наибольшей надежностью (т. е. «безошибочно»).

Как видно, стабилизирующая форма естественного отбора ведет к совершенствованию всего регулирующего механизма эволюции.

Движущая форма естественного отбора меняет приспособления организма по мере изменений в условиях его существования, перестраивает и усложняет его функции и строение. Стабилизирующая форма отбора в каждый данный момент закрепляет достигнутые результаты, связывает их в целостную систему и обеспечивает максимальную надежность их воспроизведения.

НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА В ЦЕЛОМ

В целом эволюция органического мира идет по пути приспособления к данным условиям существования и по мере смены и усложнения последних к все далее идущей дифференциации функций и усложнению организации (алломорфоз). К существенным чертам эволюции следует отнести также общее повышение организации и уровня жизнедеятельности организмов, которые отмечают узловые моменты больших эволюционных преобразований (ароморфозы А. Н. Северцова), ведущих к адаптивной радиации данных форм на новом уровне. Не преуменьшая значения таких больших качественных преобразований, мы должны отметить, что известное повышение уровня жизнедеятельности и активности организма входит как элемент генеральной линии эволюции и в повседневные явления прогрессивной адаптации живых существ к условиям их существования. Мы говорим именно о генеральной линии эволюции, оставляя в данном случае в стороне нередкие уклонения в направлении дегенерации (катаморфоз) и недоразвития (гипоморфоз), которые могут привести к известной деспециализации и вновь дать начало прогрессивной эволюции в новом направлении. К генеральной линии эволюции следует, однако, отнести и общее увеличение устойчивости организма на всех стадиях

его развития — устойчивости половых клеток и зиготы с их аппаратом передачи наследственных свойств организма, устойчивости механизма индивидуального развития и устойчивости фенотипа организма во всех его возрастах. Эта устойчивость является результатом действия стабилизирующей формы естественного отбора. Однако естественный отбор и, в частности, его стабилизирующая форма регулируют не только историческое преобразование организмов и их наследственной основы. В результате его направляющего действия происходит также закономерная перестройка самого механизма эволюции.

Эта эволюция эволюционного процесса строится на той же материальной основе, как и вся эволюция, т. е. на мутациях, которые проходят тот же индивидуальный контроль в биогеоценозе (на основе сравнительной, т. е. внутригрупповой, оценки). Здесь проявляется значение как движущей, так и в особенности стабилизирующей формы отбора. Однако особое значение имеет в дальнейшем межгрупповое соревнование популяций в темпах и качествах своего преобразования. В этом соревновании происходит вытеснение одних популяций другими, что можно назвать и групповым (популяционным) отбором. Во всех случаях исторического изменения самого механизма эволюции начало преобразований лежит всегда в популяциях, однако их оценка переносится затем на межгрупповое соревнование в темпах и качестве эволюционных преобразований между популяциями, экологическими и географическими подразделениями вида, между видами, родами и целыми филогенетическими ветвями, как отряды, классы и даже типы. Вытесняя друг друга с командных позиций, они показывают, таким образом, не только преимущества своей организации, но и преимущества того механизма эволюции, с помощью которого им удалось обогнать другие формы в темпах своего приспособления, в повышении организации и общего уровня активности и завоевать таким образом руководящее положение среди живых существ данной эпохи.

Перестройка механизма эволюции выражается в следующем.

1. Под руководящим влиянием естественного отбора и межгруппового состязания вырабатываются оптимальные формы наследственной и ненаследственной изменчивости, регулируется уровень мутабильности по разным признакам и вырабатывается гибкий механизм перекомбинирования мутационных изменений (в хромосомах, между хромосомами и в парах хромосом).

2. В процессе эволюции, действием естественного отбора, в межгрупповом состязании меняются средства распространения наследственных изменений внутри популяции и вида в целом через организацию мейозиса, использование полового процесса (в разных формах) и частичное ограничение панмиксии при разных формах изоляции.

3. В процессе эволюции, под влиянием стабилизирующей формы отбора, увеличивается помехоустойчивость и совершенствуются каналы передачи наследственной информации, т. е. усложняется строение наследственного кода введением повторности и развитием системы связей в хромосомах, увеличивается надежность равномерной передачи наследственных структур при клеточных делениях.

4. В процессе эволюции, под влиянием стабилизирующей формы естественного отбора, вырабатывается механизм преобразования наследственной информации (во взаимодействии с внешними факторами) в индивидуальном развитии особи. Увеличивается устойчивость этого механизма через выработку регуляторных систем, которые играют большую роль в прогрессивной автономизации развития и в дальнейшей прогрессивной эволюции.

5. В процессе эволюции увеличивается активность организмов и специфика их жизнедеятельности, что обеспечивает более надежную передачу обратной информации и ускорение темпов эволюции.

6. Под влиянием стабилизирующей формы естественного отбора усложняется система внутренних связей (корреляций) во всей организации и увеличивается устойчивость особей (фенотипов) как носителей обратной информации.

7. В процессе эволюции меняются формы контроля (борьбы за существование) и естественного отбора, т. е. механизм преобразования информации в биогеоценозе. Вырабатываются наиболее эффективные комбинации внутригруппового и межгруппового соревнования и форм отбора в условиях панмиксии и ее ограничений.

8. В межгрупповом состязании происходит естественный отбор наиболее совершенных механизмов эволюции, обеспечивающих наиболее быстрые ее темпы.

Регулирующий механизм эволюции неуклонно усложняется в процессе самой эволюции, совершенствуются средства передачи информации в обоих направлениях и механизмы ее преобразования, но основные принципы функционирования системы контроля и преобразования (на двух ее уровнях — в онтогенезе особи и в наследственном изменении популяции) остаются в общем теми же самыми.

ВЫВОДЫ

1. Эволюция может рассматриваться как автоматически регулируемый процесс. Объектом управляемых изменений является, несомненно, популяция как первичная эволюирующая единица. В качестве регулирующего механизма выступает, очевидно, биогеоценоз, включающий данную популяцию. Связь между биогеоценозом и популяцией осуществляется в двух направлениях и на двух разных уровнях организации. Прямая информация о преобразованиях в биогеоценозе передается через посредство апробированных особей путем их размножения. Каждая дочерняя зигота получает наследственную информацию от своих родителей и передает ее путем клеточных делений вплоть до первичных половых клеток зрелой особи. Наследственная информация преобразуется в процессах индивидуального развития. Результат преобразования — сформированный фенотип, отражающий (соответственно условиям среды) свойства генотипа на уровне организации особи. Обратная информация передается от популяции к биогеоценозу через посредство фенотипа. Средство связи здесь — жизнедеятельность каждой особи, влияющая на соотношение сил в биогеоценозе. Информация передается и в этом случае с помощью символов, однако эти символы — признаки фенотипа — не имеют ничего общего с символами наследственного кода (генами).

Фенотипы особи данной популяции проходят в течение всего своего жизненного цикла непрерывную цепь контрольных испытаний в биогеоценозе. Эти испытания могут иметь лишь два исхода — гибель на какой-либо стадии развития и жизни (элиминация) или переживание вплоть до оставления потомства (естественный отбор). Элиминация имеет всегда случайный характер. Естественный отбор является закономерным выражением результатов сложной системы контроля в биогеоценозе. Отбор протекает на основе сравнительной оценки фенотипов внутри популяции (внутригрупповое соревнование особей) и служит основным механизмом преобразования обратной информации в биогеоценозе. Это преобразование начинается на уровне организации особи и приводит к перестройке наследственной информации в системе клетки.

Поскольку фенотипы правильно отражают свойства генотипа и являются одновременно также носителями наследственной информации (в первичных половых клетках), вместе с отбором по фенотипам происходит и отбор генотипов. Это вносит изменения в генетический состав популяции. Половой процесс вносит еще дальнейшие изменения — при созревании половых клеток происходит случайное перекомбинирование и распределение наследственного материала. При оплодотворении объединяется наследственная информация, полученная от двух апробированных особей в одной зиготе. Последняя является, таким образом, носителем преобразованной наследственной информации. Основа этого преобразования — естественный отбор.

2. Обычные факторы внешней среды входят как необходимый элемент в преобразующие механизмы прямой информации (в индивидуальном развитии) и в преобразующий механизм обратной информации (контроль в биогеоценозе). Однако необычные, случайные воздействия могут оказать неблагоприятное влияние на наследственную информацию, на механизм ее преобразования в развитии особи, на проявления жизненных функций, т. е. передачу обратной информации, и на преобразующий механизм биогеоценоза. Все такие внешние влияния случайного характера можно объединить и рассматривать в качестве помех, нарушающих правильность работы регулирующих механизмов эволюции. Элиминация таких случайных нарушений развития и жизнедеятельности особей приводит к естественному отбору (стабилизирующему) наиболее помехоустойчивых систем передачи информации и ее преобразования.

Нарушения в передаче наследственной информации выражаются в мутациях. Элиминация вредных мутаций приводит к развитию более надежного механизма этой передачи. Повторность генов (полигены) и их комплексов (дупликации), особенно диплоидия и полиплоидия, является средством повышения надежности информации. Дальнейшие средства увеличения помехоустойчивости — внутренние связи в системе передачи: строение генов из многих химических единиц, связь генов в супергенах и их сцепление в целых хромосомах и, наконец, объединение целого набора хромосом в механизме клеточного деления. Помехоустойчивость поддерживается также локализацией наследственного кода внутри тела клетки под защитой регуляторных механизмов клетки и всего организма в целом.

Помехоустойчивость механизма преобразования информации в индивидуальном развитии поддерживается селективностью и специфичностью форм реагирования, организацией систем внутренних связей (корреляцией), регуляторными механизмами формообразовательных систем и физиологическими регуляциями всего организма в целом (гомеостатом). Надежность обратной информации обеспечивается наибольшей слаженностью организации, системой коррелятивных взаимозависимостей, определяющих максимальную устойчивость фенотипов, а также повторностью всех существенных элементов организации в каждой особи. Кроме этого, важную роль играют и средства изоляции, т. е. пассивной защиты от всех неблагоприятных воздействий внешних факторов.

3. В прогрессивной эволюции организма по пути адаптации и усложнения организации основную роль играет движущая форма естественного отбора. Одновременно с усложнением фенотипа как носителя обратной информации происходит и усложнение наследственного аппарата как механизма передачи прямой информации и основы его преобразования в индивидуальном развитии.

В прогрессивной эволюции организма как целого, в развитии его устойчивости ведущую роль играет, однако, стабилизирующая форма от-

бора. Через элиминацию всех случайных нарушений фенотипа она ведет к организации наиболее надежных каналов связи, к наибольшей помехоустойчивости как в передаче наследственной информации, так и в ее преобразовании в индивидуальном развитии и в реализации фенотипов как носителей обратной информации.

Движущая форма отбора меняет строение организма по мере изменений в его условиях существования, она перестраивает систему его адаптаций, усложняет его функции и поднимает всю организацию на высший уровень жизнедеятельности.

Стабилизирующая форма отбора в каждый данный момент закрепляет достигнутые результаты, связывает их в устойчивую целостную систему и обеспечивает максимальную надежность ее воспроизведения.

4. В процессе прогрессивной эволюции на основе системы контроля и регуляции в биогеоценозе через внутригрупповое состязание и естественный отбор происходит не только направленное, закономерное изменение организмов, генеральная линия которого определяется повышением уровня их активности, но и закономерная перестройка, и совершенствование самого механизма эволюции. В этой перестройке играет известную роль как движущая, так и в особенности стабилизирующая форма естественного отбора, ведущая к усовершенствованию механизмов передачи информации и ее преобразования. Как надстройка над внутригрупповым состязанием особей в этом случае приобретает, однако, исключительное значение и межгрупповое состязание в темпах и качестве эволюционных преобразований. Это состязание ведет к вытеснению одних групп другими, что можно назвать и групповым отбором.

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ТОЧНЫХ МЕТОДОВ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ

Применение точных методов исследования в биологии началось еще в прошлом веке. Однако только в нынешнем, двадцатом столетии, точные методы начинают проникать буквально во все отрасли биологии. Начав с «биометрии», т. е. изучения изменчивости организмов, статистические методы быстро нашли применение в систематике и стали в настоящее время обязательным средством описания таксономических различий по меньшей мере на уровне вида и низших систематических единиц. Математические методы стали неизбежными и при изучении процессов, протекающих во времени (например, роста), а также при изучении зависимостей от изменений во внешних факторах. В этих случаях дело не ограничивается методами статистики, выравниванием кривых по методу наименьших квадратов и т. д.

Задачей исследователя является вскрытие функциональной зависимости между изучаемыми переменными. Поэтому необходимо знакомство и с методами математического анализа. Если все это требуется уже для простого описания явлений, то тем более необходимо применение точных методов при всех экспериментальных исследованиях.

В настоящей статье я хочу подчеркнуть необходимость изучения факторов эволюции и наметить перспективы дальнейшего внедрения точных методов. В этой области многое уже сделано, кое-что делается, но, несомненно, главная работа еще впереди и важнейшие вопросы ждут своего разрешения. Изучение факторов эволюции ведется по следующим направлениям.

1. Изучение мутабильности как материальной основы эволюционного процесса, т. е. скорости возникновения мутаций и скорости их распространения в популяциях в различных условиях. Это направление родилось в Советском Союзе благодаря теоретическим исследованиям С. С. Четверикова и получило блестящее развитие в полевых и экспериментальных работах популяционной генетики. Работы велись в Москве Н. П. Дубининым с группой сотрудников, в Ленинграде — Р. Л. Берг и др. Они развивались далее Ф. Добжанским и Н. В. Тимофеевым-Ресовским.

2. В тесной связи с популяционной генетикой развивалось и второе, чисто математическое, направление — генетическая теория естественного отбора, разработанная Р. Фишером, Дж. Холденом и С. Райтом. В этом случае делаются попытки оценить эффективность естественного отбора в различных теоретически возможных условиях численности популяции, мутабильности («мутационного давления»), панмиксии, изоляции и определенного селективного преимущества данной мутации.

3. Третье направление, сулящее большие перспективы,— экспериментальное изучение естественного отбора в искусственных условиях.

Таким эксперименты проводятся на животных или растениях с быстрой сменой поколений и требуют очень тщательной постановки опыта и контроля. У нас в Советском Союзе чрезвычайно интересные результаты были получены М. М. Камшиловым в работах над дрозофилой.

4. Четвертое направление — изучение естественного отбора по его конечному результату. Это возможно во всех тех случаях, когда внешний фактор, контролирующий направление отбора, легко обнаруживается. Таким образом были в свое время сделаны классические, исключительные по своей красоте, исследования Н. В. Цингера по эволюции некоторых сорняков. Контролирующим фактором при этом оказывалась деятельность человека. К этой же категории работ следует отнести гениальные по простоте замысла исследования Р. Л. Берг по эволюции частей цветка в зависимости от контролирующей роли насекомых-опылителей. Как и в исследованиях Н. В. Цингера, при этом ясно обнаруживаются различия между ведущей и стабилизирующей формами естественного отбора. Подобные исследования возможны также по отношению к первичным и вторичным половым признакам животных и ко всем высокоспециализированным органам, функция которых строго ограничена известными условиями.

Все эти направления, дополняя друг друга, позволяют изучить различные формы естественного отбора в зависимости от влияния тех или иных факторов. Однако далеко не всегда легко выделить те из факторов внешней среды, которые имеют ведущее значение в естественных, всегда очень сложных условиях существования, и тем более трудно установить связь между факторами внешней среды и направлениями естественного отбора. Сложные зависимости между организмом и внешней средой, ведущие к естественному отбору, были названы Дарвином «борьбой за существование». Это понятие всегда признавалось спорным. По сложности и запутанности отношений «борьба за существование» кажется необозримой. Ее анализ в конкретных случаях почти невозможен. Выделение отдельных факторов представляется обычно искусственным. Оно всегда ведет к объяснению лишь частных адаптаций. По-видимому, необходимы новые точки зрения для того, чтобы можно было найти основные ведущие зависимости и определить их место среди причин, определяющих основные направления эволюционного процесса.

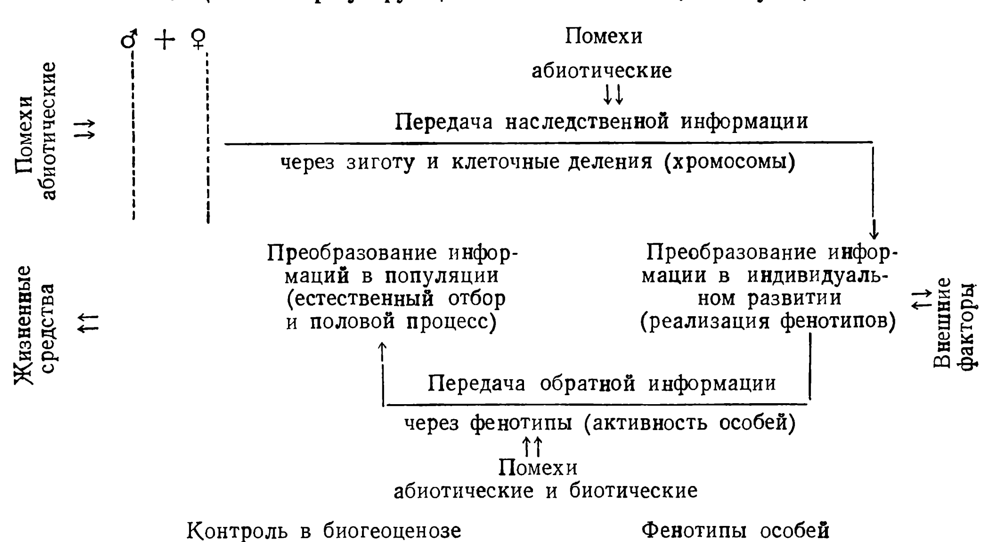
Мне кажется, что в данном случае очень перспективным должно быть рассмотрение эволюционного процесса в свете основных принципов организации автоматически регулируемых устройств. Современное учение о регулирующих устройствах — кибернетика — охватывает именно самые разнообразные системы, как механизмы, применяемые в технике, так и физиологические регуляторные системы живых организмов. Оно уже используется для анализа процессов, протекающих в нервной системе, и, несомненно, очень поможет при изучении факторов индивидуального развития.

Как в автоматически регулируемых механизмах, создаваемых человеком, так и в физиологических регуляциях используются всевозможные средства связи и преобразования. Регулирующие системы могут достигать любой степени сложности (от простого терморегулятора или автоматического светофора до электронной вычислительной машины). Однако основные принципы их устройства остаются одинаковыми. Они всегда основаны на применении более или менее сложного регулятора, связанного с управляемым объектом с помощью двух каналов связи. От регулятора передаются управляющие сигналы по прямой линии связи, а от управляемого объекта по линии обратной связи передаются сигналы, указывающие на действительное состояние объекта. В регуляторе эти

сигналы преобразуются вновь в управляющие сигналы. Наиболее существенным является при этом, конечно, само преобразование обратной информации в управляющие сигналы. Это преобразование полностью определяется устройством самого регулятора.

Если сравнивать механизм эволюции с автоматически регулируемым устройством, то регулируемым объектом оказывается, очевидно, популяция как наименьшая эволюирующая единица. В роли регулятора выступает биогеоценоз, в состав которого входит данная популяция. По линии прямой связи происходит передача наследственной информации от биогеоценоза к популяции через зиготы каждого нового поколения. Наследственная структура этих зигот отражает влияние биогеоценоза и реализуется в развивающихся особях, вливающихся в состав популяции. Обратная информация передается биогеоценозу через посредство специфических форм жизнедеятельности отдельных особей данной популяции. Эта информация преобразуется в биогеоценозе (т. е. в «регуляторе») в результате естественного отбора и передается в популяцию в виде нового поколения преобразованных зигот. Так замыкается элементарный цикл эволюционного преобразования популяции.

Общая схема регулирующего механизма эволюции популяции



Рассмотрим основные звенья этого цикла преобразований, выделим наиболее ответственные факторы, определяющие эти преобразования. Для осуществления наиболее совершенной регуляции эволюционного процесса необходима, очевидно, безупречная работа основных звеньев всего регулирующего механизма, т. е. безошибочная передача информации по обоим каналам связи и адекватное внешним условиям преобразование этой информации в двух звеньях регулирующего механизма — в индивидуальном развитии и в процессе естественного отбора. Так как регулирующий механизм эволюционных изменений популяции не является замкнутой системой, а связан многочисленными связями с внешней средой внутри данного биогеоценоза, то необходимо считаться с разнообразными внешними влияниями на весь механизм и, в частности, с возможными «помехами» в передачи информации.

Передача наследственной информации по первому каналу связи обеспечивается химической структурой и сложной организацией хромо-

сом, а также механизмом митотического деления клеток. Наследственный код хорошо защищен от большинства внешних влияний регуляторными системами клетки и всего организма в целом. Поэтому информация от зиготы ко всем клеткам развивающегося организма, в том числе и к его первичным половым клеткам, передается обычно без всяких нарушений. Так как наследственная информация передается на молекулярном уровне организации, то и помехи могут оказать какое-либо влияние только в молекулярном масштабе своего действия. Такими помехами могут быть поэтому химические влияния, вызывающие определенные перестройки в молекуле ДНК, радиационные воздействия, вызывающие изменения в какой-либо случайной точке хромосомы, и, наконец, случайные концентрации теплового движения как источник естественного «самопроизвольного» мутирования. В результате такого нарушения передачи наследственной информации возникают мутации. Однако мутации не только вредны как нарушения установившейся организации, но и необходимы как материал для эволюционных преобразований. Для того, чтобы их можно было использовать, должен, однако, быть строгий контроль, т. е. проверка жизнеспособности и устойчивости каждого мутанта и каждой комбинации в меняющихся условиях существования на всем протяжении его жизненного цикла, начиная от зиготы и до полной зрелости. Поэтому наиболее рациональное использование мутаций возможно лишь в том случае, если мутации и их комбинации возникают до образования зиготы, т. е. в половых клетках.

С другой стороны, этот контроль может быть адекватным лишь в том случае, если свойства мутанта (и комбинации) сохраняются неизменными вплоть до полной зрелости особи, т. е. при наибольшей надежности передачи наследственной информации от зиготы до первичных половых клеток зрелого организма. Поэтому наследственный код наиболее помехоустойчив в течение индивидуальной жизни, обеспечивая этим возможность контроля унаследованных свойств особи на всем протяжении его жизненного цикла.

Наоборот, период образования половых клеток является «чувствительным» периодом, в течение которого происходит преимущественное возникновение тех наследственных изменений, которые служат материальной базой эволюционного процесса, а также тем периодом, когда создаются основы новых комбинаций.

Возможность регулируемой эволюции определяется, таким образом, в значительной мере безупречной передачей наследственной информации, т. е. «помехоустойчивостью» ее кода на протяжении жизни особи. В не меньшей степени она определяется, однако, и безошибочной работой механизма преобразования информации в индивидуальном развитии. Это преобразование необходимо, так как наследственная информация передается на молекулярном уровне организации, а обратная информация — на уровне организации целой особи. В индивидуальном развитии происходит преобразование наследственной информации особи в систему ее жизненных связей с внешней средой. Эти связи представляют собой средство контроля организации особи в системе биогеоценоза.

Для эффективности контроля в высшей степени важно, чтобы фенотип особи с ее жизненными проявлениями правильно отражал наследственные свойства этой особи, т. е. ее генотип (конечно, в данных условиях среды). Поэтому и механизм преобразования информации должен быть защищен от случайных внешних явлений (помех), которые могли бы нарушить нормальное течение преобразования. Особь должна быть достаточно стабильной.

Наконец, и передача обратной информации, осуществляемая фенотипами особей, должна происходить по возможности без помех. Между тем фенотипы особей уже непосредственно связаны с внешней средой и не могут быть изолированы от всех ее факторов. Так как передача обратной информации реализуется в формах жизнедеятельности отдельных особей, активно воздействующих на биогеоценоз, то все факторы, которые сокращают, подавляют или прерывают жизнедеятельность особей, мы должны рассматривать как помехи, нарушающие передачу обратной информации.

Таким образом, внешние факторы биогеоценоза естественно распадаются на две основные категории: факторы, необходимые для преобразования информации и для проявления жизнедеятельности особей данной популяции, которые мы можем суммарно обозначить как жизненные средства, и факторы, препятствующие точной передаче и преобразованию информации, а также свободному проявлению жизнедеятельности, т. е. помехи.

В роли помех в данном случае выступают, во-первых, абиотические факторы, именно неблагоприятные климатические влияния (в широком смысле), и, во-вторых, биотические влияния, к которым мы должны отнести микробные заболевания, паразитарные инвазии и, наконец, деятельность хищников. Чем больше сказывается подавляющее и истребляющее влияние этих помех, тем более ограничивается и искажается обратная информация от популяции к биогеоценозу. Вместе с тем нарушается также контролирующая и регулирующая роль биогеоценоза в эволюции этой популяции. Если данные помехи являются постоянным элементом биогеоценоза, то они, конечно, также входят в состав контролирующего механизма биогеоценоза. Однако их роль в регулировании эволюционного процесса оказывается по сравнению с жизненными средствами существенно отличной.

Жизненные средства биогеоценоза — всегда положительный фактор, определяющий не только жизнь и размножение популяции, но и возможности ее прогрессивной эволюции.

Помехи — всегда отрицательный фактор, ограничивающий не только жизнь и размножение популяции, но и возможности ее прогрессивной эволюции.

Обратная информация в биогеоценозе преобразуется на основе дарвиновского внутривидового состязания особей в борьбе за жизненные средства, за сохранение своей жизни, за размножение и за жизнь своего потомства. Решающее значение в этом состязании имеют всегда индивидуальные качества особей. Контроль и отбор ведутся на основе оценки жизнедеятельности особи, т. е. свойств фенотипа. Так как фенотипы являются носителями (в своих первичных половых клетках) той наследственной информации, которая определила их развитие (в данных условиях среды), то вместе с отбором по фенотипам происходит и отбор генотипов. Поэтому в результате естественного отбора меняется фенотипический состав популяции, но одновременно меняется и ее наследственная характеристика.

Преобразование обратной информации начинается с естественного отбора фенотипов и завершается глубокой перестройкой всей популяции. При наличии полового процесса, а это мы рассматриваем как правило, преобразование осложняется еще перераспределением наследственных факторов при созревании половых клеток и их перекомбинированием при оплодотворении. Таким образом, каждая пара отобранных особей дает начало многим глубоко индивидуальным зиготам. Каждая такая зиго-

та — носитель комбинированной наследственной информации, полученной от двух апробированных в биогеоценозе особей. Эта информация является преобразованной информацией предшествующего поколения, отражающей влияние биогеоценоза и передающейся следующим поколениям для дальнейших преобразований.

На пути этого описания отдельных звеньев элементарного цикла эволюционных преобразований возникает, конечно, множество вопросов, необходимость разрешения которых диктуется именно внесением новой точки зрения. В этом выражается познавательное ее значение. Я не в состоянии останавливаться на всех этих вопросах, тем более что все они требуют дальнейших исследований.

Отметим значение некоторых проблем, касающихся наиболее существенной части, а именно механизма преобразования информации в биогеоценозе, так как именно он определяет основные направления эволюционного процесса.

Обязательным условием изучения контролирующего механизма биогеоценоза является расчленение дарвиновского понятия борьбы за существование. При этом я считаю основным разделение факторов биогеоценоза на две категории: жизненных средств — необходимого условия, определяющего самую возможность передачи обратной информации, и помех, лишь нарушающих эту передачу. Запасы жизненных средств в биогеоценозе определяют возможность размножения особей популяции и служат объектом активного внутригруппового соревнования особей. Это соревнование особей внутри популяции, несомненно, основная движущая сила прогрессивной эволюции. С другой стороны, помехи, т. е. факторы, которые ограничивают размножение, снижают соревнование особей в использовании жизненных средств, нарушают передачу и преобразование информации в биогеоценозе, могут быть лишь факторами, задерживающими ход прогрессивной эволюции и меняющими ее направление. Естественный отбор ведет в этом случае к выработке средств защиты от помех. Однако защита от биотических помех практически трудно достижима, так как почти всегда эволюция средств защиты сопровождается эволюцией средств агрессии, которая сводит на нет значение средств защиты. В этом случае эволюция организма вводится лишь в русло узких адаптаций или идет по пути резкого увеличения плодовитости.

Вместе с тем если все же при развитии эффективных средств защиты устанавливается достаточная помехоустойчивость, то данные помехи уже теряют свое отрицательное значение, а приобретенная устойчивость становится хорошей базой для дальнейшей прогрессивной эволюции. Это возможно, однако, главным образом по отношению к неблагоприятным климатическим (в широком смысле) влияниям. Если климатические условия не очень суровы и не слишком ограничивают размножение особей данного вида, то возможные уклонения во внешних факторах (играющие роль помех) могут стать основой для эффективного действия стабилизирующей формы естественного отбора. Элиминация многих нарушений передачи наследственной информации (мутаций) и в особенности нарушений нормального хода ее преобразования в индивидуальном развитии (морфозов и неблагоприятных модификаций) означает стабилизацию нормы.

Увеличение помехоустойчивости против неблагоприятных климатических влияний дает виду возможность увеличения своей численности, рас-

пространения и расселения даже в области с еще более суровыми климатическими условиями. Таким образом, абиотические помехи хотя и являются сами по себе неблагоприятными факторами для прогрессивной эволюции, однако они относительно легко преодолеваются в процессе естественного отбора. Вместе с тем по мере развития достаточной помехоустойчивости как в канале передачи наследственной информации, так и в ее преобразовании, т. е. в процессах реализации фенотипов, организм попадает во все более благоприятное положение для дальнейшей прогрессивной эволюции. Таким образом, наличие абиотических помех способствует развитию большей устойчивости, которая в свою очередь благоприятствует прогрессивной эволюции. Это подтверждается многими наблюдениями, показывающими прогрессивный характер фауны и флоры континентальных областей.

В свете сказанного о помехах интересно оценить значение межвидовой конкуренции. Последняя снижает количество доступных для популяции жизненных средств, уменьшает численность особей, ослабляет интенсивность внутригрупповой конкуренции и снижает качество контроля фенотипов в биогеоценозе. Следовательно, межвидовая конкуренция влияет подобно помехам и является отрицательным фактором в прогрессивной эволюции.

Оценка внешних факторов, влияющих на эволюцию, как положительных, так и отрицательных, имеет, конечно, относительное значение. В данной статье речь идет только об оценке их влияния на популяцию как элементарную эволюирующую единицу и отчасти на вид как основную таксономическую единицу. Внутривидовое состязание особей — основная движущая сила эволюции — далеко неблагоприятно для жизни особей. Межвидовая конкуренция, неблагоприятная для жизни и эволюции видов, является важным положительным фактором для эволюционного процесса в целом. Однако ее положительное значение достигается именно путем устранения конкуренции. Только при преодолении этой конкуренции немногие формы подымаются на высший уровень организации ценой гибели огромного числа форм, не выдерживающих этой конкуренции.

В течение мезозоя конкуренция рептилий не могла быть преодолена млекопитающими, и только в меловом периоде наметился перелом. При неблагоприятных для рептилий климатических изменениях млекопитающим удалось повысить свою конкурентоспособность, и это кончилось быстрым вымиранием рептилий. Только после этого начался пышный расцвет млекопитающих.

Таким образом, для эволюции высших позвоночных в целом конкуренция (точнее, преодоление этой конкуренции) между рептилиями и млекопитающими имела большое положительное значение, хотя она сильно задержала эволюцию млекопитающих в мезозое и привела к почти полному истреблению рептилий к концу этой эры. И в этом случае возможность преодоления помех, т. е. развитие конкурентоспособности (путем вытеснения или через экологическое расхождение), определяет и возможность дальнейшей эволюции.

Разделение внешних (по отношению к популяции) факторов биогеоценоза на две категории — жизненные средства, доступные для популяции, и помехи, ограничивающие их использование, помогает дальнейшему анализу факторов контроля и регуляции и позволяет внести точные методы в их изучение. Нельзя сказать, чтобы в этом отношении ничего не было сделано. Экспериментальное изучение борьбы за существование и связанного с ней естественного отбора в полевых условиях уже осуществлялось, и притом с немалым успехом. Интересно, однако, отме-

тить, что усилия ботаников и зоологов были сконцентрированы при этом в диаметрально противоположных направлениях.

Ботаники, начиная с опытов А. А. Сапегина, классических исследований В. Н. Сукачева и кончая новейшими экспериментами К. М. Завадского, изучали значение внутривидовой конкуренции, т. е. борьбы за жизненные средства. Между тем зоологи как в полевых, так и в экспериментальных исследованиях изучали фактически только влияния истребляющих и повреждающих факторов, т. е. помех, и их значение в развитии средств пассивной защиты. К этой категории относятся всем известные исследования Бумпуса, Уелдона, Гаррисона, Паультона и Сандерса, а также Чеснолы, Беляева и более поздних исследователей. Таким образом, зоологи обращали внимание только на явления второстепенного или даже отрицательного значения и упустили главные, ведущие факторы прогрессивной эволюции.

Чтобы не быть неправильно понятым, я должен подчеркнуть, что в данном случае говорится именно только о прогрессивной эволюции, ведущей к усложнению организации и высшим формам жизнедеятельности. Я оставляю в стороне факторы, определяющие внутривидовую дифференциацию и видообразование, а в связи с этим и факторы экологической дивергенции и частной адаптации. Эти факторы лучше изучены, и, главное, пути и перспективы их исследования гораздо яснее.

Основной фактор прогрессивной эволюции в целом,— несомненно, внутригрупповое соревнование особей в использовании жизненных средств, а основной тормоз в этой эволюции — наличие помех в проявлении жизнедеятельности особей. Изучение значения запасов жизненных средств в биогеоценозе и прежде всего пищевых запасов и их доступности для животных производится в настоящее время только в связи с задачами охотничьего и рыбного хозяйства. Однако те же материалы могут быть использованы и для изучения факторов эволюции. Особенно перспективным представляется мне изучение с этих точек зрения эволюции тех форм, которые попадают в новые водоемы, не имеющие еще установившегося режима и обладающие большой продуктивностью планктона и бентоса. К сожалению, в отношении промысловых рыб это требует условий заповедника, так как деятельность человека — очень мощный повреждающий фактор (т. е. значительная помеха).

В экспериментальных условиях необходимо изучение влияния плотности одновидового населения при ограниченных запасах пищи на естественный отбор в направлении изменения плодовитости, скорости развития и роста, конечных размеров, длительности жизни, активности, интенсивности обмена и его экономичности; все это вполне доступно и позволяет использовать точные методы учета. Необходимо исследовать эффективность отбора в условиях одновидового и смешанного населения, т. е. сопоставить влияние внутривидовой и межвидовой конкуренции. Конечно, следует также изучать отбор на помехоустойчивость по отношению к абиотическим факторам (температуре, влажности, концентрации солей, реакции среды и т. д.) также в условиях разной плотности населения. Наконец, можно будет в дальнейшем изучать и комбинированное влияние внутривидового соревнования в использовании жизненных средств и влияния разнообразных помех, начиная с межвидовой конкуренции и кончая действием истребляющих факторов. Именно такие комбинации объяснят нам некоторые явления, которые нельзя назвать иначе как эволюционными парадоксами.

Первый парадокс состоит в следующем. Скорость эволюции определяется при прочих равных условиях абсолютной численностью особей данного вида (популяции), плотностью населения и скоростью смены

поколений. Поэтому максимальной скорости эволюции можно бы ожидать у широко распространенных видов с большим числом мелких особей, рано созревающих и весьма плодовитых. Из беспозвоночных животных таковы, например, коловратки, мшанки, мелкие ракообразные, аптериготы, клещи, тли; из наземных позвоночных — хвостатые амфибии, мелкие ящерицы и гекконы; из млекопитающих — насекомоядные и грызуны. Все эти формы, однако, не относятся к прогрессивным представителям данного класса. Наоборот, это отсталые, консервативные и иногда даже регрессивные организмы.

С другой стороны, высшие, прогрессивные представители животного царства отличаются относительно крупной величиной и, несомненно, претерпели гораздо более быструю эволюцию.

Из ракообразных наибольшие размеры имеют высшие, десятиногие раки и особенно некоторые крабы.

Из моллюсков высшие их представители — головоногие — отличаются крупной величиной. Палеонтология показывает нам несколько периодов очень быстрой эволюции и высокого расцвета головоногих моллюсков.

Из рыб современные акулы, несмотря на их общую древность, являются прогрессивной группой, быстро идущей по пути эволюции органов чувств и центральной нервной системы. Это, как известно, в своем большинстве крупные формы с медленным размножением и иногда даже живорождением.

Из амфибий очень быстро шла эволюция больших стегоцефалов. Исключительно быстро протекала в мезозое эволюция многих крупных рептилий и особенно огромных динозавров. С еще большей скоростью эволюировали млекопитающие в течение третичного периода, и особенно быстро развивались как раз крупные, несомненно медленно размножавшиеся представители копытных. Очень быстро шла эволюция слонов, крупнейших из современных наземных млекопитающих. Из приматов мелкие формы наиболее примитивны. Человекообразные обезьяны представляют собой наиболее крупных и вместе с тем высших представителей отряда. Эволюция человека произошла с еще большей, совершенно беспрецедентной, скоростью.

Этот эволюционный парадокс вполне закономерен. Он является результатом счастливого сочетания действия противоположных факторов: обеспеченности жизненными средствами, что вело к интенсивному внутривидовому соревнованию, и хорошей защищенности от влияния повреждающих факторов, т. е. помех. Напротив, мелкие быстро размножающиеся организмы находятся полностью во власти истребляющих факторов, не допускающих какого-либо общего прогресса, что не исключает возможности богатейшего видообразования.

Второй эволюционный парадокс выражается в относительно быстрой прогрессивной эволюции флоры и фауны, в умеренном и континентальном климатах по сравнению с ходом эволюции в тропиках. Казалось бы, что именно условия равномерного тропического климата с круглогодичной вегетацией, с интенсивной солнечной радиацией и высокой влажностью особенно благоприятны не только для жизни и размножения, но и для быстрой эволюции растительного, а следовательно, и животного населения. Между тем оказывается, что флора и фауна тропиков, хотя и поражают своим обилием и разнообразием, по существу консервативны. Именно здесь сохранились многие наиболее архаические представители фауны и флоры, производящие нередко впечатление «живых ископаемых». Это касается, однако, не только отдельных представителей, которые, быть может, лишь сохранились, т. е. выжили в благоприятных условиях

существования. Это характеризует, действительно, всю флору и всю фауну тропиков, и в частности Юго-Восточной Азии и Индонезии, при их сравнении с флорой и фауной умеренных континентальных областей. Объяснение лежит вновь в благоприятном для умеренного и континентального климатов сочетании хорошей обеспеченности жизненными средствами и относительно малого влияния помех. Первое обусловлено достаточно интенсивной (в континентальном климате) солнечной радиацией и, следовательно, богатым растительным покровом, обеспечивающим интенсивное размножение животных. Однако периодически относительно суровые зимние условия существования ограничивают возможность заселения этих областей только немногими, наиболее помехоустойчивыми формами, которые здесь могут успешно размножаться. Поэтому видовое разнообразие невелико, но зато каждый вид представлен относительно большим числом особей. Внутривидовое соревнование как основная движущая сила эволюции достигает высокой напряженности.

С другой стороны, межвидовая конкуренция, являющаяся, как мы видели, в сущности, одной из помех, играет относительно малую роль. Биотические помехи в виде микробных и протозойных инфекций, паразитарных инвазий, а также и хищников далеко не имеют того значения, как в тропиках. Между тем в тропическом климате хотя и наблюдается необычайное разнообразие видов, но каждый вид представлен небольшим числом особей. Поэтому внутривидовое состязание в овладении жизненными средствами не играет большой роли. Наоборот, очень большое значение имеет межвидовая конкуренция и все другие формы биотических помех (болезни, паразиты, хищники). Таким образом, сочетание двух неблагоприятных факторов — малой напряженности внутривидового состязания (а следовательно, и отбора) и большого влияния биотических помех — ведет к значительному снижению темпов прогрессивной эволюции (но не видообразования) в таких, казалось бы, благоприятных условиях, какие имеются в областях с тропическим климатом.

Благоприятные для эволюции сочетания создавались уже в доисторические времена человеком для сельскохозяйственных культур. Кроме бессознательного вначале искусственного отбора, их прогрессу способствовал во многом и естественный отбор в условиях некоторого ухода и снабжения жизненными средствами, с одной стороны, и борьбы с биотическими помехами, в том числе и конкурентами,— с другой. Это способствовало тому, что конкуренция ограничивалась внутривидовыми соотношениями. В особенности это должно было сказаться в одновидовых насаждениях. Борьба с биотическими помехами не могла, однако, быть совершенной; поэтому для некоторых сорняков и вредителей создались благоприятные условия приспособления к условиям культуры, и они также претерпели быструю эволюцию. Так как в этом случае человек оказывал лишь косвенное влияние на эволюцию сорняков и вредителей и это влияние может быть учтено, то в данном случае мы имеем также очень удобные объекты для изучения факторов эволюции по ее конечным результатам (что и было доказано работами Н. В. Цингера и позднейших исследователей).

Эти примеры ясно показывают необходимость учета самых различных факторов, значение которых не всегда можно предугадать.

Дальнейший прогресс наших знаний может быть достигнут лишь путем тщательного изучения всех звеньев эволюционного процесса и в особенности дифференцированного рассмотрения всех факторов контроля и отбора, т. е. регуляторного механизма эволюции. Конечно, применение точных методов исследования и организация тщательно продуманных экспериментов являются необходимыми условиями возможного успеха.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ИНФОРМАЦИЯ

Теория Ч. Дарвина, столетие существования которой отмечается теперь всей мировой общественностью, произвела в свое время полный переворот в миросозерцании людей. Книга Дарвина «Происхождение видов» была оценена как исчерпывающее доказательство реальности исторического преобразования всего мира живых существ. Вместе с тем она окончательно разбила веру в чудесное их сотворение. Самый факт существования эволюции получал в повседневной исследовательской работе эмбриологов, анатомов и палеонтологов все новые подтверждения. Все яснее вскрывались родственные отношения между различными живыми существами и все с большей точностью выяснялась конкретная история их происхождения.

С другой стороны, теория естественного отбора была многими воспринята лишь как одна из возможных гипотез, которая, несмотря на солидное ее обоснование, быть может, и не дает полного вскрытия всех движущих сил эволюции. Отсюда возникло множество «дополнительных» гипотез, которые иногда приводили и к полному отрицанию естественного отбора как ведущего фактора эволюции. Теории эволюции пришлось пройти длинный путь испытаний, пока она не утвердилась окончательно именно в виде материалистической теории естественного отбора Ч. Дарвина. Это произошло только в течение последних десятилетий благодаря введению в экспериментальные исследования более точных, генетических методов анализа популяций.

Я не могу здесь останавливаться на успехах «популяционной» генетики и математического анализа изменений в составе популяций, даваемых генетической теорией естественного отбора. Все эти исследования не только подтвердили правильность концепции Ч. Дарвина, но и позволили значительно ее расширить и углубить.

В настоящей статье мне хотелось бы подчеркнуть одну сторону теории Дарвина, которая исключительно созвучна с представлениями современной науки и, конечно, не могла быть оценена современниками Дарвина. Теория естественного отбора — статистическая теория, основанная на больших числах особей в животном и растительном населении данного вида. Размножение, расселение, выживание в борьбе за существование (т. е. в отыскании жизненных средств и в защите своей жизни), спаривание и оставление потомства — все это зависит от случая. И, однако, во всех этих случайностях проявляются закономерности, зависящие в конце концов от строения популяции (ее многообразия) и ее положения в биогеоценозе (в борьбе ее особей за свое существование), т. е. от организации данной системы живых существ. Закономерности эволюции определяются взаимодействием сил внутри данной системы. Таким образом, Ч. Дарвин был, по-видимому, первым ученым, показавшим, что организация системы с ее внутренними силами вводит массовые случайные явле-

ния в русло закономерных, строго направленных процессов. Это положение получило огромное значение в современной физике.

Как система популяции (и вида в целом), так и система биогеоценоза являются до известной степени устойчивыми системами с некоторым (для данного момента) равновесием, которое поддерживается с помощью авторегуляции. Средства авторегуляции для популяции — способность самовоспроизведения и защиты при ограниченности жизненных средств и уничтожении биотическими и физическими факторами. В системе биогеоценоза соотношение его элементов поддерживается самовоспроизведением различных его компонентов и пищевыми взаимоотношениями между ними. Эти соотношения, однако, непостоянны — они подвергаются как временным (иногда периодическим), так и историческим изменениям, связанным, между прочим, и с более широкими геологическими изменениями земной коры и преобразованиями климатов земного шара. Все эти изменения, происходящие внутри системы любого вида организмов, а также в целых биоценозах, в фаунах и флорах, протекают в массе вполне закономерно и приводят к направленным эволюционным преобразованиям.

Механизм этих преобразований и был вскрыт Ч. Дарвином в его статистической теории естественного отбора.

Процесс эволюции обнаруживает, следовательно, также черты регуляции, ведущей по пути прогрессивного приспособления и усложнения организации соответственно усложнению условий существования. Это позволяет подойти к нему с точки зрения общей теории авторегулируемых систем, которая получила название кибернетики.

Кибернетика в широком понимании — именно теория систем, а в более узком — это учение об автоматическом регулировании как в живых организмах, так и в создаваемых человеком специальных механизмах. Можно бы задаться вопросом, правомочно ли такое сопоставление механизмов с организмами, как это делается в кибернетике или еще далее в их сопоставлении со сложными системами организмов: популяциями, видами и биоценозами, как это мы здесь делаем. Не теряется ли при этом специфика живого, не стушевывается ли своеобразие живых систем. На этот вопрос можно дать лишь самый определенный ответ. Специфика живого не только не теряется, но, наоборот, всемерно подчеркивается. Относительная автономия живых систем и их способность к авторегуляции как в развитии, так и в жизненных проявлениях выступают как наиболее характерные их особенности. Специфика биологического не теряется при сопоставлении с физическим ввиду совершенно особого подхода к изучаемым системам со стороны кибернетики. Последняя полностью отвлекается как от устройства системы и использованных при этом материалов, так и от видов энергии и способов ее преобразования. Кибернетика — результат очень широкого обобщения, при котором в качестве общих методов исследования остаются только математические методы. Поэтому она охватывает системы, стоящие на самых различных уровнях организации и обладающие всевозможной качественной характеристикой. Это могут быть простые механические системы, физические или химические системы со сложной цепью энергетических и химических преобразований. Сюда входят также и сложные электронные машины. С точки зрения кибернетики с успехом анализируются физиологические регуляции живых организмов, их нервная деятельность и поведение. Структура хромосом и строение молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты удивительнейшим образом напоминают программу автоматического устройства, записанную в виде условного кода по наиболее выгодной — двоичной — системе знаков.

Это позволяет рассматривать с точки зрения кибернетики и механизм наследственности и индивидуальное развитие организмов.

Закономерное преобразование наследственного кода в процессе эволюции дает основание подойти и к историческому преобразованию организмов с новой меркой. Это оправдывается также наличием несомненных явлений авторегуляции в тех системах, в которых протекает эволюция,— в популяциях определенного вида организмов и в биогеоценозах, в состав которых входят эти популяции. Вся специфика биологических явлений полностью сохраняется и учитывается с помощью биологических же методов исследования.

В кибернетике нет никаких попыток сведения биологических явлений к физическим или химическим. Она воспринимает качество явлений как данное. Обобщение касается только общих принципов организации регуляторных систем и возможности количественного учета некоторых существенных звеньев в цикле авторегуляции. Нет и речи о втискивании биологических систем в подготовленное для них ложе искусственных механизмов. Наоборот, механизмы строятся для замены труда человека и во многом копируют его действия. Если бы удалось вскрыть новый принцип регуляции в живых организмах, то это не только не было бы отброшено, но, несомненно, вошло бы в кибернетику как ценнейшее открытие и, по всей вероятности, было бы использовано при создании новых механизмов автоматического регулирования. Кибернетика ни в какой мере не поглощает биологии и не гасит ее качественного своеобразия. Вместе с тем это один из реальных связующих мостов, которые дают возможность приблизиться к подлинному синтезу биологии и точных наук. Этот синтез уже намечается в физиологии, в биохимии и биофизике, а также в изучении механизма наследственности, и это позволяет рассчитывать на результаты исключительного масштаба как по их теоретическому значению, так и по приложениям в практике — в медицине и сельском хозяйстве.

Каждое автоматически регулируемое устройство предполагает, кроме регулируемого объекта, наличие некоторого регулятора и по меньшей мере двух каналов связи, по которым передаются управляющие сигналы от регулятора к объекту и контролирующие сигналы от объекта к регулятору. Если рассматривать эволюцию как автоматически регулируемый процесс, то объект регулируемых изменений, очевидно,— популяция как наименьшая эволюирующая единица, входящая в систему вида, а в роли регулятора выступает биогеоценоз (включающий данную популяцию) как высшая, более сложная и относительно более устойчивая система. Прямая связь поддерживается аппаратом наследственной передачи от родителей к потомству, которая в масштабе популяции всегда отражает влияние биогеоценоза (через естественный отбор). Обратная связь от популяции к биогеоценозу осуществляется через посредство жизнедеятельности ее особей. Жизнедеятельность особей в условиях биогеоценоза — средство контроля состава популяции и индивидуальных качеств ее особей. Средством регуляции оказывается естественный отбор, протекающий на основе сравнительной оценки особей в контролирующем механизме дарвиновской «борьбы за существование» в условиях данного биогеоценоза.

Наименее изученное звено авторегуляторного цикла здесь линия обратной связи, по которой передаются сигналы о состоянии данной популяции. Сигналы служат средством контроля (в борьбе за существование), лежащего в основе всей системы регуляции.

Существующие методы измерения количества информации не охватывают всей информации, всех ее сторон. Это лишь оценка удельного веса вариантов во всей популяции, т. е. учет многообразия форм. Однако именно многообразие имеет решающее значение для естественного отбора (т. е. для регуляции эволюционного процесса) и его количественной характеристики.

Контроль (обратная информация) осуществляется в жизненных проявлениях отдельных особей данной популяции, т. е. в их борьбе за существование. Регуляция выполняется в процессе естественного отбора на основании индивидуальных оценок в жизненных испытаниях. Контроль и оценка особей производятся в биогеоценозе. Между тем естественный отбор протекает только внутри самой популяции. Таким образом, ясно, что это процессы качественно различные. Однако многообразие популяции, измеряемое количеством информации, служит материалом для естественного отбора, а оценка особей в биогеоценозе (частью которой является количество информации) лежит в основе естественного отбора. Поэтому если обратная информация действительно служит средством контроля эволюционного процесса, а ее количество, измеряемое математическими методами, соответствует биологической оценке состава популяции, то должна быть закономерная связь между количеством информации и эффективностью естественного отбора.

Теория информации дает возможность учесть состояние популяции в числовом выражении. С другой стороны, и ход естественного отбора может быть точно учтен. Таким образом, вполне возможно количественное сопоставление материала для отбора и самого отбора. Количество информации характеризует многообразие форм данной популяции. Это многообразие и является материальной основой естественного отбора. Так как последний осуществляется в результате сравнительной оценки (в биогеоценозе) особей по их явным физиологическим и морфологическим свойствам, т. е. по фенотипам, то в данном случае речь идет о фенотипическом многообразии форм.

Математическая мера многообразия форм — количество информации, измеряемое суммой отрицательных логарифмов вероятностей всех вариантов $H = -\Sigma \log p_i$. Эта мера весьма своеобразна — она имеет наибольшее значение для каждого наиболее редкого варианта и снижается для более обычных вариантов (достигая в пределе нулевого значения для абсолютной нормы). Однако в сумме максимум информации означает максимально возможное многообразие популяции (предельный максимум при неповторимой индивидуальности каждой особи). Наоборот, минимум информации означает минимальное многообразие форм, т. е. однотипность всей популяции (в пределе, при идентичности всех особей, количество информации падает до нуля). Ясно, что максимум информации означает также максимальные возможности для естественного отбора, а минимум, т. е. однородность популяции,— крайнее ограничение возможностей отбора (в пределе при $H = 0$ отбор невозможен).

Уже из этого видно, что математический учет количества информации в применении к анализу состава популяции имеет вполне реальное биологическое значение. Общее количество информации — в данном случае лишь теоретическая величина, которая практически никогда не может быть определена. Прежде всего, она зависит от абсолютной величины популяции, которая в точности никогда не известна (в природных условиях). Кроме того, мы не можем учесть все варианты какой бы то ни было естественной популяции, и в особенности мы не можем учесть все наиболее редкие варианты. Между тем как раз редкие варианты имеют наибольшее значение при оценке общего количества информации.

Так как абсолютное количество информации зависит от величины сообщения, то и в теории информации обычно пользуются другой величиной — количеством средней информации, приходящейся на единицу информации, т. е. на один знак. В нашем случае неделимая единица обратной информации — только целая особь. Количество средней информации по всей популяции определяется поэтому суммой информации по отдельным вариантам, умноженной на вероятность каждого данного варианта (т. е. его численности, отнесенной к общему числу изученных особей):

$$I = -p_1 \log p_1 - p_2 \log p_2 - p_3 \log p_3 \ldots = -\sum p_i \log p_i.$$

Величина средней информации мала (как и величина абсолютной информации) не только для наиболее обычных вариантов, но она мала и для редких вариантов вследствие уменьшения их вероятности (в пределе до нуля). Значение редких, трудно уловимых вариантов в величине средней информации поэтому крайне невелико. Эта величина характеризует в основном распределение нередких и обычных вариантов. Несомненно, что и в естественном отборе наибольшее значение имеют те варианты, которые уже приобрели некоторый удельный вес в составе популяции.

Если количество средней информации — верная биологическая характеристика состава популяции, т. е. материала для естественного отбора, то эта величина должна в какой-то мере определять возможности естественного отбора. Само собою разумеется, что возможность естественного отбора ограничивается наличием подходящего материала, и если отбор правильно учитывается величиной средней информации, то последняя должна указывать пределы эффективности его действия и в особенности возможной его скорости. Конечно, нельзя ожидать совпадения различных величин, измеряемых разными единицами, однако можно предполагать, что в изменении количества информации и в изменении скорости отбора обнаружатся сходные закономерности.

СРЕДНЯЯ ИНФОРМАЦИЯ И ЭНТРОПИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВАРИАНТОВ В ПОПУЛЯЦИИ

Количество средней информации в применении к популяции организмов является мерой многообразия вариантов, приходящегося в среднем на одну особь. Для его измерения определяют количество информации, вносимой каждым вариантом в отдельности ($h = -\log p_i$), и относят его к числу особей данной популяции (или, что то же самое, умножают на вероятность нахождения данного варианта). Общее количество средней информации определяется простым суммированием информаций, вносимых всеми вариантами ($I = -\Sigma p_i \log p_i$). Поэтому для изучения закономерностей изменения количества информации в зависимости от распределения вариантов популяции мы можем в разных случаях ограничиваться рассмотрением отдельного варианта или любых комбинаций различных вариантов. Если принять во внимание фенотипическое выражение простых наследственных изменений, проявляющихся в виде мутаций, то для гаплоидного организма (или гамет) имеет особое значение как распределение двух взаимоисключающих фенотипов (соответственно двум аллеломорфным генотипам **A** и **a**), так и оценка отдельного варианта

на фоне всей популяции. Для диплоидного организма этому соответствует распределение трех взаимоисключающих фенотипов (соответственно трем генотипам **АА**, **Аа** и **аа**) или при полном доминировании двух фенотипов (**АА** + **Аа** и **аа**), а также оценка любого из этих фенотипов на фоне всей популяции.

Количество средней информации — своеобразная оценка вариантов, умноженная на их вероятность. Вероятность нахождения определенного варианта в популяции измеряется его концентрацией. Если, например, один вариант встречается в среднем на 1000 особей, то это означает, что концентрация и вероятность $p = 0{,}001$. Информация, вносимая этим вариантом ($-\log_2 0{,}001$), относится к одной особи, т. е. делится на число особей (на 1000) или, что то же самое, умножается на его концентрацию (вероятность), равную в данном случае 0,001.

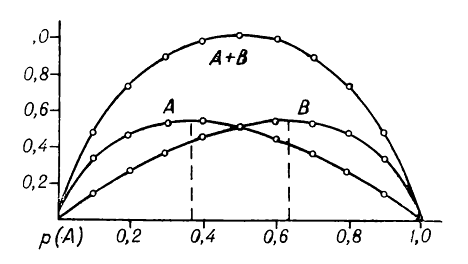


Рис. 1. Количество средней информации по двум взаимоисключающим вариантам **А** и **В** и сумма информации по обоим вариантам в зависимости от концентрации одного из них (**А**).

Величина средней информации $I_i = -p_i \log p_i$ изменяется при изменении концентрации данного варианта от 0 до 1 (т. е. до полного насыщения популяции), от 0 (при $p = 0$) и до 0 (при $p = 1$ $\log p = 0$) (рис. 1). Величина эта возрастает по мере увеличения концентрации, т. е. величины p, но падает соответственно оценке данного варианта, даваемого величиной $-\log p$. Количество средней информации максимально на некоторых средних концентрациях (при $p = 0{,}368$). Это нужно понимать следующим образом: когда вариант размножается, теряет свою «новизну» и начинает входить в состав обычной нормы, его былые преимущества, определяемые положением варианта во всей популяции, постепенно теряются. Они сводятся к нулю, когда вся популяция составляется только из этого варианта, превратившегося таким образом в новую норму.

Максимум информации означает неустойчивое положение популяции, меняющей свой состав. Минимум средней информации означает решительное преобладание нормы, редкость вариантов и, следовательно, устойчивость популяции.

Уже это показывает родство количества средней информации и уровня энтропии. В физике этот уровень измеряется теми же величинами. В теории информации понятие энтропии сообщения употребляется наравне с понятием средней информации. В теории информации энтропия максимальна, когда отсутствуют ограничения в свободе выбора вариантов сообщения. В применении к популяциям организмов энтропия максимальна при полной свободе выбора вариантов фенотипа. При сопоставлении двух взаимоисключающих вариантов как количество средней информации, так и уровень энтропии максимальны при концентрации $p = 0{,}5$ каждого варианта. Максимальная свобода выбора достигается именно при 50% концентрации каждого из двух взаимоисключающих фенотипов. Для трех взаимоисключающих фенов диплоидного организма этот максимум лежит на уровне 50% **Аа**, 25% **АА** и 25% **аа**. Свобода выбора любого варианта для всей популяции в целом означает неопределенность структуры, которая достигает максимума при максимальном значении для всех вариантов.

Свобода выбора варианта из состава популяции равнозначна свободе естественного отбора по данному варианту. Свобода естественного

отбора по двум взаимоисключающим фенотипам (**А** и **В**), очевидно, определяется равенством их концентраций и равенством их оценок. Поэтому свобода естественного отбора обеспечивается равенством концентраций только для равнозначащих вариантов. При этом условии (концентрации по 50%) отбор может идти с одинаковой скоростью в обоих противоположных направлениях, т. е. в пользу **А** или **В**). Кривая, выражающая изменение количества средней информации по двум взаимоисключающим фенам в зависимости от изменения концентрации одного из них, имеет вполне симметричную форму (см. рис. 1). Такая же кривая выражает и степень свободы естественного отбора и возможную его скорость в зависимости от тех же концентраций (при равнозначности **А** и **В**).

Свобода естественного отбора есть, однако, лишь потенциальная возможность случайного переживания и размножения одного из вариантов. Она означает, по существу, отсутствие отбора вследствие равнозначности сопоставляемых вариантов. Свобода выбора означает состояние равновесия. Она не характеризует динамики процесса естественного отбора. В конкретных случаях естественный отбор всегда имеет известную направленность. Последняя ограничивает свободу, т. е. полную случайность выбора, и вводит естественный отбор в определенное русло. Кривая возможной скорости отбора теряет свою симметричную форму вследствие внесения нового элемента — положительной оценки отбираемого варианта (или отрицательной оценки элиминируемого варианта).

Однако и в понятии информации заключается оценка рассматриваемых вариантов, и это также вносит асимметрию в строение кривой, выражающей количество средней информации по отдельному варианту в зависимости от его концетрации.

СРЕДНЯЯ ИНФОРМАЦИЯ ПО ОТДЕЛЬНЫМ ВАРИАНТАМ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР В ПОПУЛЯЦИИ ГАПЛОИДНОГО ОРГАНИЗМА

При рассмотрении количества средней информации, вносимого каждым типом вариантов в отдельности, обнаруживаются некоторые интересные закономерности зависимости количества информации от концентрации этих вариантов. Положительная оценка варианта по его редкости или «новизне» (определяемая величиной — $\log p_i$) вносит асимметрию в кривую, показывающую зависимость количества средней информации от концентрации варианта (см. рис. 1). Кривая повышается от нуля при нулевой концентрации варианта до некоторого максимума и вновь падает до нуля при полном насыщении популяции (т. е. при $p = 1$). При этом максимум информации лежит не на половине насыщения популяции, т. е. не на $p = 0{,}5$, а на уровне значительно меньшей концентрации, именно при $p = 0{,}368$. И все же этот уровень обозначается как уровень максимальной свободы выбора или неопределенности (максимальной уровень энтропии). Это следует понимать таким образом, что недостаток концентрации компенсируется на этом уровне некоторым качественным преимуществом («новизной»). При более высокой концентрации качественное преимущество уже теряется — вариант становится обыденным и его выбор из свободного становится все более принудительным.

Все это лишь математическое следствие принятых методов оценки информации. Для нас важно отметить, что эта оценка имеет и биологический смысл. Это ясно обнаруживается в закономерностях изменения

скорости естественного отбора известного варианта в зависимости от его концентрации.

Математическая теория естественного отбора хорошо разработана усилиями многих исследователей (Fisher, Haldane, Wright). Мы не можем, да для наших целей и не нужно, разбирать эту теорию во всей ее сложности. Мы будем исходить из самых простых предпосылок, и поэтому начнем с размножения гаплоидных организмов. Допустим, что один из двух взаимоисключающих вариантов (**А**) оставляет потомство в числе n особей, а другой вариант (**В**) за то же время только в числе $n(1-s)$ особей. Величина s называется коэффициентом селекции. Если мы определим скорость естественного отбора как приращение концентрации отбираемого варианта в единицу времени, то, по Фишеру, при малых значениях s «давление» отбора $\Delta p = pqs$, где p — концентрация отбираемого варианта, q — концентрация элиминируемого варианта и s — коэффициент селекции. Естественная единица биологического времени — одно поколение. Эта формула выведена для двух взаимоисключающих вариантов (следовательно, $p+q=1$) в предложении, что s очень мало. Большинство расчетов и производилось, исходя из этого допущения, так как авторы ставили своей задачей показать, что и при самом незначительном селекционном преимуществе естественный отбор приводит довольно быстро к вполне реальным результатам. Эта формула является, однако, лишь приближенной и по своей сущности неверна. Кривая изменения скорости отбора в зависимости от концентрации отбираемого варианта имеет в этом случае симметричную форму с максимумом на 50% концентрации. В действительности возможно лишь приближение к такой кривой. Фишер советует пользоваться для точного расчета при более значительном коэффициенте s «мальтузианскими» параметрами соотношения потомства: если вариант **А** дает потомство из n особей, то вариант **В** дает $e^{-x}n$ потомков.

Можно ограничиться рассмотрением лишь простейшего случая единовременного развития каждого поколения потомков, как это осуществляется, например, при размножении однолетних растений. Тогда поколения четко отграничиваются по годам и не перекрываются. Одно поколение следует за другим через правильные интервалы. В таком случае совершенно точные результаты дает (для двух взаимоисключающих вариантов, например простых аллеломорфов **А** и **а** в гаплоидном организме) следующая простая формула: $\Delta p = pq\frac{s}{1-qs} = p\frac{qs}{1-qs}$. При очень малом значении селекционного коэффициента s дробь $\frac{s}{1-qs}$ уменьшается и приближается к величине s. Наша формула совпадает с формулой Фишера $\Delta p = pqs$. При максимальном значении $s=1$, т. е. когда происходит полная элиминация одного из вариантов, скорость отбора определяется только концентрацией элиминируемого варианта: $\Delta p = pq\frac{1}{1-q}$. Так как $1-q=p$, то, следовательно, $\Delta p = q$.

Зависимость скорости отбора от концентрации отбираемого варианта выражается кривой, которая имеет почти симметричную форму при малом селекционном коэффициенте s. В этом случае естественный отбор идет в условиях, приближающихся к равенству биологического значения обоих взаимоисключающих типов. Решительно преобладает «свобода» выбора, т. е. случайная элиминация обоих вариантов. Максимум свободы лежит на 50% концентрации каждого типа. Однако это верно лишь в пределе, когда $s=0$, т. е. когда варианты равнозначны и выбор

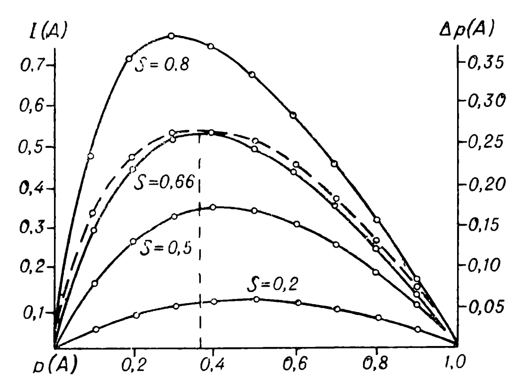


Рис. 2. Количество средней информации I (**А**) (прерывистая линия) и скорость естественного отбора $\triangle p$ (**А**) при разных значениях коэффициента селекции в зависимости от концентрации отбираемого варианта (**А**).

действительно «свободен» и не имеет своей направленности. Это означает отсутствие отбора, т. е. состояние равновесия, и совершенно случайную элиминацию особей обоих вариантов. При наличии хотя бы некоторого селекционного преимущества на стороне одного из двух взаимоисключающих вариантов (например, **А**, концентрацию которого мы обозначаем через p) перед другим (**В**, концентрацию которого мы обозначаем через q) кривая скорости естественного отбора, в зависимости от концентрации отбираемого типа **А**, имеет всегда асимметричную форму (рис. 2, табл. 1). Максимум скорости естественного отбора лежит не на 50% концентрации отбираемого варианта, а сдвигается в сторону меньших концентраций тем сильнее, чем выше селекционное преимущество, выражаемое коэффициентом s (при $s = 1$ максимум лежит уже на самых малых концентрациях отбираемого варианта).

Как асимметрия распределения величин средней информации, так и асимметрия распределения скоростей естественного отбора, в зависимости от концентрации отбираемого фена **А**, определяются оценкой данного варианта (рис. 3). В первом случае это чисто математическая оценка величиной отрицательного логарифма его вероятности. Эта величина падает по вогнутой кривой от ∞ до 0 по мере насыщения популяции этим вариантом. В пределах от $p = 0{,}1$ до $p = 1$ она падает от 3,32 до 0 (при двоичных логарифмах, при десятичных от 1 до 0). Она характеризует значение варианта в популяции. В случае измерения скорости отбора оценка дается другой величиной $qs/1 - qs$, которая зависит не только от концентрации ($q = 1 - p$), но и от коэффициента селекции s. Последний является чисто биологической величиной, характеризующей положение варианта в биогеоценозе. Оценка варианта определяется, следовательно, в

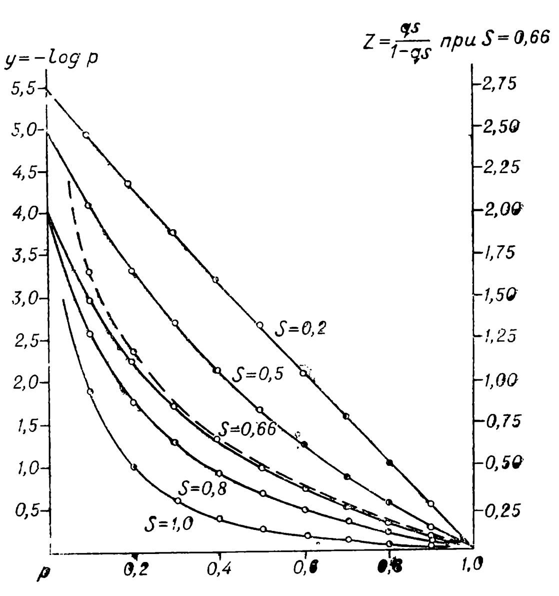


Рис. 3. Оценка варианта в зависимости от его концентрации в теории информации: $y = -log\ p$ (прерывистая линия) и в теории естественного отбора: $z = \frac{qs}{1 - qs}$ при разных значениях коэффициента селекции. Масштаб справа для $s = 0{,}66$, для $s = 0{,}2$ масштаб в 25 раз меньше, для $s = 0{,}5$ — в 2,5 раза меньше, для $s = 0{,}8$ — в 2 раза больше и для $s = 1{,}0$ — в 10 раз больше.

теории естественного отбора как его значением в популяции (концентрацией), так и его положением в биогеоценозе (коэффициент s). Соответствующая величина падает по мере насыщения популяции данным вариантом от $s/1—s$ до 0. При большом значении s вначале будет очень крутое падение по вогнутой кривой (в пределе, т. е. при $s = 1$, падение от ∞ до 0). При малой величине селекционного коэффициента оно приближается к прямолинейному падению от величины s до 0. Следовательно, в теории естественного отбора, как и в теории информации, оценка варианта падает по мере его распространения в популяции. Биологи-

Таблица 1

Средняя информация и скорость отбора взаимоисключающих типов А и В

Концентрация (p) **А**	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
Концентрация (q) **В**	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0,0
Средняя информация (p) **А**	0,0	0,3322	0,4644	0,5211	0,5288	0,5000	0,4422	0,3605	0,2577	0,1368	0,0
Средняя информация (q) **В**	0,0	0,1368	0,2577	0,3605	0,4422	0,5000	0,5288	0,5211	0,4644	0,3322	0,0
Сумма информации		0,4690	0,7221	0,8816	0,9710	1,0000	0,9710	0,8816	0,7221	0,4690	0,0
Скорость отбора (Δp) **А**											
при $s = 0,1$	0,0	0,0099	0,0174	0,0226	0,0255	0,0263	0,0250	0,0216	0,0163	0,0091	0,0
при $s = 0,5$	0,0	0,0820	0,1333	0,1617	0,1714	0,1666	0,1499	0,1235	0,0888	0,0473	0,0
при $s = 0,66$	0,0	0,1460	0,2237	0,2577	0,2623	0,2462	0,2150	0,1728	0,1216	0,0635	0,0
Скорость отбора (Δq) **В**											
при $s = 0,66$	0,0	0,0635	0,1216	0,1728	0,2150	0,2462	0,2623	0,2577	0,2237	0,1460	0,0

Примечание. Максимум средней информации 0,5307 при концентрации $p = 0,368$, $q = 0,632$. Максимум скорости отбора 0,2633 на той же концентрации при $s = 0,66$.

ческий смысл этого падения оценки в том, что оценка варианта имеет сравнительный характер. Как и в теории информации, вариант оценивается в своем значении на фоне всей популяции. Если вариант **А** очень редок, то он сталкивается в своей жизни главным образом с особями **В** и полностью выявляет свои преимущества. Если же вариант **А** становится обычным, то он сталкивается не только с особями **В**, но и с особями **А**. В последнем случае вариант **А** не имеет никаких преимуществ. При концентрации **А** и **В** по 50% вариант сталкивается с **А** и **В** в равном числе случаев. Поэтому вариант **А** уже утратил половину (при малом значении s это вполне точно) своего преимущества, а при полном насыщении популяции, когда она вся состоит из особей **А**, отдельная особь **А** уже не имеет никаких преимуществ перед другими особями данной популяции.

Оценка варианта, таким образом,— величина переменная, преимущества варианта оцениваются по соотношению концентрации этого варианта с концентрацией особей, лишенных преимуществ данного варианта. Однако биологическая оценка в теории естественного отбора отличается от математической оценки (в теории информации), кроме способа измерения указанных преимуществ, еще и коэффициентом s, который характеризует относительное положение обоих вариантов (**А** и **В**) в биогеоценозе.

Между тем в теории информации учитывается только положение варианта в популяции. На рис. 3 приведены кривые, показывающие изменение оценок в теории информации ($y = -\log_2 p$) и в теории естественного отбора ($z = qs/1 - qs$) при разных значениях селекционного коэффициента s и в сопоставимых масштабах. При постоянном значении коэффициента селекции эти оценки изменяются в зависимости от концентрации варианта сходным образом. При концентрации $p = 0,5$ отрицательный двоичный логарифм вероятности равен единице и между скоростью отбора и величиной информации устанавливается простое соотношение $\Delta p = I \frac{0,5s}{1 - 0,5s}$. Вот каково соотношение между изменением концент-

рации отбираемого варианта или скоростью отбора и величиной информации при разных значениях s:

s	Δp
0,01	$\approx$0,005 I
0,10	0,053 I
0,20	0,110 I
0,50	0,330 I
0,66	0,500 I
1,00	1,000 I

На уровне 50% концентрации возможный максимум скорости отбора (при $s = 1$) измеряется количеством средней информации, исчисленной по двоичным логарифмам.

Как видно из приложенных рисунков, при условиях жесткого отбора кривая биологической оценки варианта приближается к кривой математической оценки в теории информации и при $s = 0{,}66$ обе кривые почти сливаются (при сопоставимых масштабах, именно вдвое большем масштабе для скорости отбора). Это ведет и к почти полному совпадению кривой скорости естественного отбора и кривой количества средней информации по отбираемому варианту. В числовом выражении скорость отбора достигает 0,5 количества средней информации (см. табл. 1), что возможно, однако, лишь при очень жестком отборе. Очевидно, в данном случае количество средней информации указывает пределы возможной скорости естественного отбора. Естественно, что именно при жестком отборе его скорость лимитируется наличием элиминируемого материала.

В реальных условиях существования природной популяции такого жесткого отбора никогда не бывает (во всяком случае в сочетании со сравнительно небольшой концентрацией отбираемого варианта).

При отборе положительных вариантов (движущая форма отбора) величина селекционного преимущества (т. е. коэффициент s) не может быть большой. Вариант не может превзойти норму сразу во всех отношениях, даже при резкой смене обстановки в биогеоценозе (новая норма никогда сразу не создается!). Величина коэффициента селекции, безусловно, менее 0,5 и в большинстве случаев менее 0,1. При этих условиях скорость естественного отбора увеличивается по мере возрастания коэффициента селекции и его максимум несколько сдвигается в сторону максимальной информации (при $p = 0{,}368$). Однако этот предельный уровень, очевидно, никогда не достигается.

При стабилизирующей форме отбора в пользу установившейся нормы, т. е. элиминации отрицательных вариантов, селекционное преимущество нормы может быть очень большим. Коэффициент селекции может достигать предельного значения $s = 1$ (при элиминации леталей). Максимальная скорость отбора могла бы быть достигнута лишь на самых больших концентрациях элиминируемого варианта (т. е. на малых концентрациях нормы). Эти концентрации в природных условиях невозможны, так как всякая популяция может существовать лишь при преобладании относительной нормы, а не при преобладании резко отрицательных вариантов. При стабилизирующей форме отбора возможно было бы отклонение максимума его скорости от концентрации 0,5 в сторону меньших концентраций нормы (бóльших концентраций варианта), однако фактически недостижимы ни такие концентрации вредных вариантов, ни такие скорости отбора. В действительности при большом значении s скорость стабилизирующего отбора лимитируется наличием элиминируемого материала и в конце концов скоростью возникновения данной мутации, т. е. мутабильностью (при больших s скорость отбора приближается, как мы видели, к $\Delta p = q$).

При постоянном селекционном коэффициенте s максимальная скорость естественного отбора достигается на тех концентрациях отбираемого варианта, на которых при данном селекционном коэффициенте отбор уже в следующем поколении ведет к преобладанию отбираемого варианта (а следовательно, и к снижению скорости отбора вследствие утраты своих преимуществ). Это происходит в следующих диапазонах оптимальных концентраций:

При s		В среднем
0,1	0,48—0,50	0,49
0,2	0,45—0,50	0,47
0,3	0,42—0,50	0,46
0,5	0,34—0,50	0,42
0,66	0,25—0,50	0,368
0,9	0,01—0,50	0,245

Максимум скорости отбора лежит на уровне концентрации отбираемого варианта, указанном в последнем столбце.

В наших расчетах мы исходили из предположения, что селекционный коэффициент известного варианта остается на протяжении его отбора постоянным. Между тем в природных условиях естественного отбора это вряд ли так. Можно предполагать, что в условиях медленного становления новой нормы коэффициент селекции не остается постоянным, но по мере отбора положительного варианта возрастает вследствие комбинирования и накопления положительных свойств в самом варианте. Возрастание коэффициента селекции приведет к самоускорению процесса отбора, а следовательно, и к перемещению максимума его скорости на более низкие концентрации. Наоборот, при стабилизирующей форме отбора, когда вредные варианты подлежат острой элиминации, коэффициент селекции в пользу нормы, т. е. значение s, может падать вследствие комбинирования и нейтрализации отрицательных свойств варианта. Это приведет к замедлению стабилизирующего отбора и сохранению в популяции известного резерва обезвреженных наследственных изменений.

СРЕДНЯЯ ИНФОРМАЦИЯ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР ФЕНОТИПОВ В ПОПУЛЯЦИИ ДИПЛОИДНОГО ОРГАНИЗМА

И величина средней информации, и скорость естественного отбора в популяциях диплоидных организмов характеризуются иным распределением, чем в популяциях гаплоидов. Это зависит, однако, исключительно от иных соотношений между фенотипами в популяции диплоидов. Если в популяции гаплоидов (или в массе гамет) числовые соотношения между взаимоисключающими типами **A** и **B** определяются формулой $p+q=1$, то в популяции диплоидов они определяются известной формулой Гарди—Вейнберга: $(p+q)^2=1$, или $p^2+2pq+q^2=1$. В этом случае имеются три генотипа — **AA**, **Aa**, **aa**, которым соответствуют взаимоисключающие фенотипы в числовом соотношении, указанном формулой.

Если бы мы графически представили изменение количества средней информации в зависимости от концентрации данного фена, то мы получили бы такую же кривую, какая изображена на рис. 1. Однако сама концентрация одного из фенотипов, именно **Aa**, изменяется по мере изменения концентрации **AA** или **aa** несколько иначе — она сначала поднимается до максимума в 50% популяции, а затем падает до 0, когда один из гомозиготных фенотипов насыщает популяцию. Так как при этом изменении концентрация гено-фенотипа **Aa** дважды достигает уровня

0,368, то и величина средней информации имеет два максимума (рис. 4).

Соответственно изменениям концентрации изменяется и скорость естественного отбора как по гомозиготным фенотипам **АА** и **аа**, так и по гетерозиготному фенотипу **Аа**.

В том случае, если фенотип **Аа** имеет одинаковое селекционное преимущество перед обеими гомозиготами **АА** и **аа**, естественный отбор имеет также два максимума скорости, которые при $s = 0{,}66$ совпадают с максимумами количества средней информации (табл. 2). Кривая распределения скоростей отбора при этом вполне симметрична, так же как и кривая количества средней информации (см. рис. 4). Если же селекционное преимущество гетерозиготы **Аа** выражается в большей мере по отношению к одной из гомозигот (например, **аа**), то уровень максимальной скорости отбора лежит на стороне большей концентрации этой гомозиготы (**аа**) и кривая теряет свою симметрию.

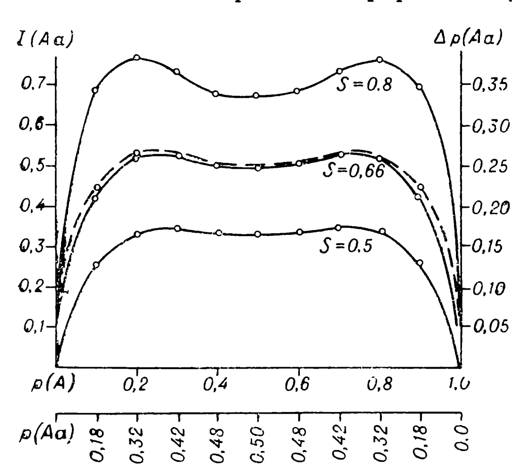


Рис. 4. Количество средней информации *I* (**Аа**) (прерывистая линия) и скорость естественного отбора Δp (**Аа**) гетерозиготного фенотипа при разных значениях коэффициента селекции в зависимости от концентрации гена **А**.

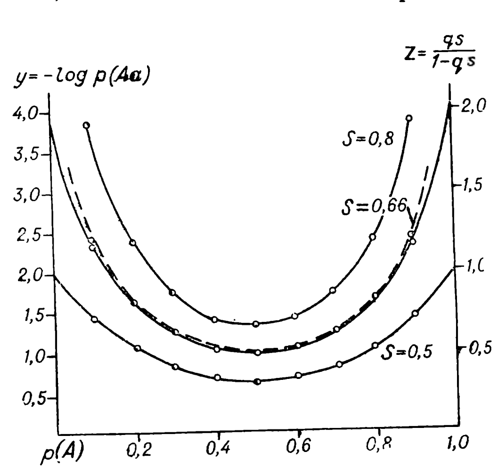


Рис. 5. Оценка фенотипа **Аа** в зависимости от концентрации одного из генов (**А** или **а**) в теории информации (прерывистая линия) и в теории естественного отбора при разных значениях коэффициента селекции.

Сопоставление оценок фенотипа **Аа** в теории информации и в теории естественного отбора очень поучительно, так как наглядно показывает относительность этих оценок. Как в теории информации, так и в теории естественного отбора фенотип оценивается не по своим свойствам, а по преимуществу, выявляемому при сопоставлении, т. е. на фоне всей популяции. В случае гетерозиготы **Аа** ее оценка имеет два максимума — один

Таблица 2

Оценка фенотипа Аа, средняя информация и скорость естественного отбора Аа в зависимости от концентрации гена А

Концентрация **А**	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
Концентрация (p) **Аа**	0,0	0,18	0,32	0,42	0,48	0,50	0,48	0,42	0,32	0,18	0,0
Оценка: $-\log_2 p$ **Аа**		2,474	1,644	1,252	1,059	1,000	1,059	1,252	1,644	2,474	
Средняя информация **Аа**	0,0	0,4453	0,5251	0,5258	0,5083	0,5000	0,5083	0,5258	0,5251	0,4453	0,0
Оценка: $\frac{qs}{1-qs}$ при $s = 0{,}66$		1,18	0,81	0,62	0,52	0,49	0,52	0,62	0,81	1,18	
Скорость отбора Δp (**Аа**)	0,0	0,212	0,259	0,260	0,250	0,245	0,250	0,260	0,259	0,212	0,0

максимум на фоне абсолютно преобладающей в популяции гомозиготы **аа** и другой максимум на фоне полного преобладания гомозиготы **АА** (рис. 5). Так как в данном случае предполагается, что фенотип **Аа** имеет равные преимущества как перед фенотипом **аа**, так и перед фенотипом **АА**, то и в скорости естественного отбора наблюдается два одинаковых максимума — один максимум выявляется при сопоставлении фенотипа **Аа** с преобладающим фенотипом **аа**, а другой — при его сопоставлении с преобладающим фенотипом **АА**.

Это лишний раз показывает, что чисто математическая оценка вариантов по их распределению (вероятности) имеет и биологическое значение — она характеризует положение варианта в популяции, указывает возможные пределы для естественного отбора и распределения скоростей отбора в зависимости от концентрации варианта. Однако, как уже указывалось, конкретные скорости отбора определяются не только положением варианта в популяции, но и его положением в биогеоценозе, характеризуемом коэффициентом селекции.

Скорость естественного отбора трех фенотипов определяется их селекционными преимуществами, выражаемыми коэффициентами s для гомозиготы и hs для гетерозиготы. Величина h в данном случае — показатель степени доминирования. При полном доминировании (в идеализированном случае, когда $h = 0$) фенотип **Аа** сливается с фенотипом **АА**, и тогда вновь мы (как и при гаплоидах) имеем дело с двумя взаимоисключающими типами (**АА** + **Аа** и **аа**), однако с новым численным соотношением (согласно формуле Гарди — Вейнберга). Как количество средней информации, так и скорость естественного отбора определяется этим соотношением.

Количество средней информации достигает максимума на уровне концентрации данного фена, равной 0,368, а скорость естественного отбора имеет максимальную величину на уровне концентрации отбираемого фена, приближающейся к 0,5 при малом значении коэффициента. При жестком отборе, т. е. при большем коэффициенте s, максимум скорости отбора сдвигается в сторону меньших концентраций (т. е. в сторону максимума количества информации, которого он достигает при $s=0{,}66$).

В теории естественного отбора нас интересуют, однако, в основном наследственные изменения, в связи с чем скорость естественного отбора, идущего по фенотипам, рассматривается на фоне изменения концентрации наследственных единиц — генов. В данном случае распределение скоростей естественного отбора кажется совершенно своеобразным и притом различным для доминантного фенотипа и для рецессивного. Это различие, однако, только выражает расхождения между генотипом и фенотипом и указанных численных соотношений между фенотипами при доминировании одного из генов (табл. 3, 4). Поэтому

Таблица 3

Средняя информация и скорость отбора доминантного фенотипа (АА + Аа)

Концентрация гена А	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
Концентрация фена АА + Аа	0,0	0,19	0,36	0,51	0,64	0,75	0,84	0,91	0,96	0,99	1,0
Средняя информация АА + Аа	0,0	0,454	0,529	0,494	0,410	0,307	0,210	0,118	0,058	0,010	0,0
Скорость отбора АА + Аа											
при $s = 0{,}1$	0,0	0,0185	0,0246	0,0262	0,0240	0,0193	0,0137	0,0083	0,0038	0,0010	0,0
при $s = 0{,}2$	0,0	0,0366	0,0528	0,0555	0,0495	0,0394	0,0278	0,0166	0,0078	0,0020	0,0
при $s = 0{,}5$	0,0	0,1293	0,1705	0,1649	0,1495	0,1069	0,0726	0,0426	0,0196	0,0049	0,0
при $s = 0{,}66$	0,0	0,2183	0,2631	0,2436	0,1993	0,1487	0,0992	0,0575	0,0259	0,0066	0,0

Максимум фенотипической информации при $p(\text{А}) = 0{,}205$ или $p(\text{АА} + \text{Аа}) = 0{,}368$. Максимум скорости отбора при $s = 0{,}66$ на тех же концентрациях.

Таблица 4

Средняя информация и скорость отбора рецессивного фенотипа аа

Концентрация гена **а**	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
Концентрация фена **аа**	0,0	0,01	0,04	0,09	0,16	0,25	0,36	0,49	0,64	0,81	1,0
Средняя информация **аа**	0,0	0,066	0,186	0,312	0,422	0,500	0,529	0,505	0,410	0,243	0,0
Скорость отбора **аа**											
при $s = 0,1$	0,0	0,0011	0,0042	0,0090	0,0148	0,0206	0,0246	0,0262	0,0240	0,0157	0,0
при $s = 0,2$	0,0	0,0025	0,0095	0,0200	0,0323	0,0451	0,0528	0,0556	0,0496	0,0309	0,0
при $s = 0,5$	0,0	0,0098	0,0370	0,0751	0,1158	0,1503	0,1694	0,1677	0,1405	0,0851	0,0
при $s = 0,66$	0,0	0,0188	0,0692	0,1351	0,1990	0,2451	0,2631	0,2487	0,1993	0,1160	0,0

Максимум фенотипической информации при p (а) = 0,607 или p (аа) = 0,368. Максимум скорости отбора при $s = 0,66$ на тех же концентрациях.

сно в равной мере сказывается и на распределении величин средней информации. Кривые, показывающие изменение количества средней фенотипической информации в зависимости от концентрации соответствующих генов, сохраняют свое общее сходство с кривыми распределения скоростей естественного отбора (рис. 6, 7). Эти кривые почти сливают-

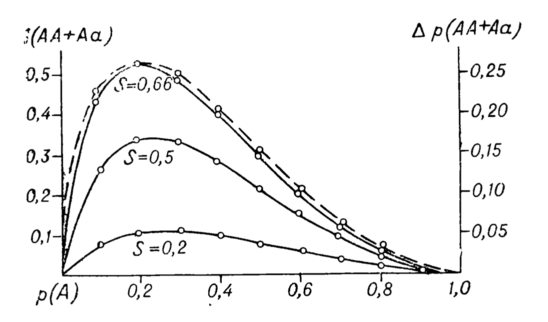


Рис. 6. Количество средней фенотипической информации (прерывистая линия) и скорость естественного отбора доминантного фенотипа (**АА**+**Аа**) при разных значениях коэффициента отбора в зависимости от концентрации отбираемого гена **А**.

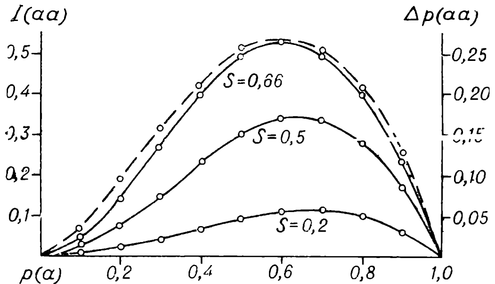


Рис. 7. Количество средней фенотипической информации (прерывистая линия) и скорость естественного отбора рецессивного фенотипа (**аа**) при разных значениях коэффициента отбора в зависимости от концентрации отбираемого гена **а**.

ся при жестком отборе. При $s=0,66$ скорость естественного отбора достигает в числовом выражении половины количества информации по данным фенотипам (при исчислении информации по двоичным логарифмам).

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР ГЕНОВ ПО ФЕНОТИПАМ У ДИПЛОИДОВ В УСЛОВИЯХ ДОМИНИРОВАНИЯ

В случае гаплоидного организма (или при отборе гамет) естественный отбор, идущий по фенотипам, является в то же время и отбором генотипов, который непосредственно и в такой же мере ведет к изменению концентрации генов в популяции. У диплоидных организмов наличие гетерозиготных особей приводит к некоторому усложнению вследствие появления промежуточного типа, роль которого в отборе может быть различной. При полном доминировании фенотип гетерозиготы сходен с доминантной гомозиготой и это ведет к значительному увеличению численности доминантного фенотипа. Скорость естественного отбора доминантного гена при этом, однако, снижается вследствие отбо-

ра фенов **Аа**, которые содержат в себе, кроме отбираемого гена **А**, также элиминируемый ген **а**. Снижается также скорость естественного отбора рецессивного гена **а**, который отбирается только по относительно редкому фену **аа** и оказывается недоступным для отбора по обычным фенам **Аа**. Все это ведет, таким образом, к уменьшению скорости отбора генов по фенотипам у диплоидных организмов, в особенности в условиях полного доминирования.

Для отбора доминантных генов (рис. 8) это уменьшение скорости отбора особенно значительно вначале, при малой концентрации гена, когда практически все гены **А** заключаются в гетерозиготах **Аа**, поэтому и скорость отбора вначале снижена вдвое. Однако по мере увеличения количества гомозиготных доминантов **АА** скорость отбора гена **А** увеличивается и приближается к скорости отбора фена **АА+Аа**, так как относительное количество гетерозигот **Аа** в популяции уменьшается. Наоборот, при отборе рецессивного фенотипа **аа** отбор гена **а** идет вначале почти с той же скоростью, как и отбор фена **аа** (рис. 9), так как последний содержит только гены **а**. Но по мере увеличения концентрации **а** и уменьшения концентрации **А** элиминируемые гены **А** сохраняются главным образом в гетерозиготах **Аа**. Элиминация последних замедляет отбор генов **а** примерно вдвое (по сравнению со скоростью отбора фенотипа **аа**).

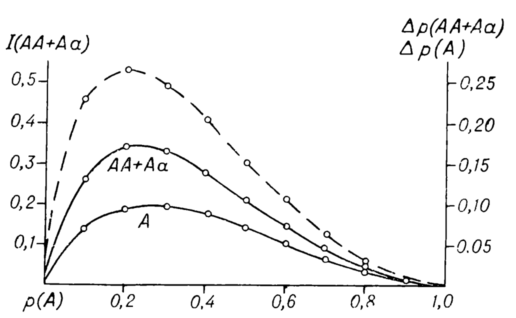


Рис. 8. Количество средней фенотипической информации (прерывистая линия), скорость естественного отбора доминантного фенотипа (**АА+Аа**) при $s = 0,5$ и скорость отбора доминантного гена (**А**) в зависимости от концентрации последнего.

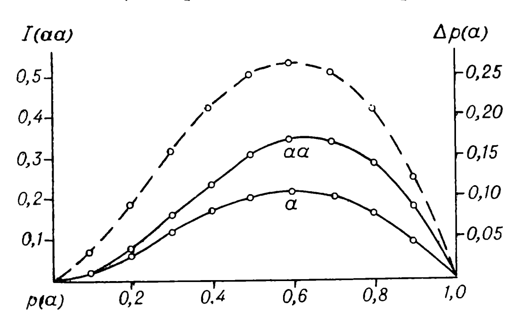


Рис. 9. Количество средней фенотипической информации (прерывистая линия), скорость естественного отбора рецессивного фенотипа (**аа**) при $s = 0,5$, скорость отбора рецессивного гена (**а**) в зависимости от концентрации последнего.

Явление доминирования приводит вообще к ускорению отбора доминантного фенотипа и замедлению отбора рецессивного. Однако в отношении отбора доминантного генотипа это ускорение не столь велико. С другой стороны, отбор рецессивного генотипа еще более замедлен, чем отбор рецессивного фенотипа.

Мы здесь предполагали доминантность и рецессивность определенных генов как постоянное их выражение. Это, конечно, только схема. В действительности во время самого отбора меняется выражение, а следовательно, и селекционный коэффициент по отбираемым вариантам. Несомненно, что фенотипы, приобретающие положительные значения, т. е. повышающие роль данной популяции в биогеоценозе, подлежат отбору и по постоянству проявления, и по степени выражения свойств данного генотипа. В результате направленного отбором комбинирования они идут по пути эволюции доминантности, что ведет и к ускорению отбора таких вариантов.

Мы ограничиваемся этими немногими замечаниями, так как вопрос о естественном отборе генов в популяции теоретически хорошо разработан. Наша задача заключалась лишь в том, чтобы сопоставить закономерности в изменении скоростей естественного отбора, идущего только по фенотипам, с закономерностями изменения величин средней информации по тем же фенотипам в зависимости от распределения вариантов в популяции.

* *
*

При рассмотрении органической эволюции как автоматически регулируемого процесса наименее изученное звено элементарного цикла изменений — передача информации о состоянии популяции. Обратная, т. е. фенотипическая информация является при этой точке зрения средством контроля изменений в составе популяции и, следовательно, проверкой результатов действия естественного отбора. Вместе с тем обратная информация лежит и в основе регуляции, определяя направление и границы возможностей естественного отбора при данном строении популяции. Из существующих методов оценки информации наибольшее значение имеет определение количества средней информации, которое хотя и не выражает всей информации с ее качественной характеристикой, но все же представляет собой хорошее мерило многообразия форм в популяции.

Количество средней информации — не только математическая величина, отображающая распределение вариантов в популяции, но и биологическая, характеризующая строение популяции, положение отдельных вариантов в ней и потенциальные возможности естественного отбора данных вариантов. Количество средней информации — мера материала для естественного отбора и поэтому указывает пределы возможной скорости естественного отбора. Количество средней информации — единственная величина, которая дает указания на распределение возможных скоростей отбора в зависимости от концентрации отбираемых вариантов. Характеризуя лишь материал для отбора, но не самый отбор, количество средней информации, конечно, не определяет реальных скоростей естественного отбора.

Конкретные скорости отбора зависят не только от материала для отбора, т. е. строения популяции, но и от положения организма и его вариантов в биогеоценозе. Это положение характеризуется величиной коэффициента селекции s. Однако при известной величине этого коэффициента количество средней информации может дать представление и о реальных скоростях естественного отбора при различных концентрациях отбираемого варианта. При малых значениях коэффициента селекции скорость естественного отбора ограничивается величиной 0,5 Is, при $s = 0{,}66$ она достигает 0,5 I.

Замечательно, что с изменением концентрации отбираемого варианта как количество средней информации, так и возможная скорость естественного отбора изменяются сходным образом, и это зависит от сходной оценки положения варианта в популяции. В обоих случаях эта оценка является относительной — она выражает преимущества варианта только на фоне всей популяции. Это особенно ясно видно на параллельном изменении величины средней информации и скорости естественного отбора гетерозиготного фенотипа (в зависимости от концентрации од-

ного из генов). Обе величины имеют два максимума соответственно преобладанию в популяции одной или другой из гомозигот.

Конечно, не может быть и речи об идентичности оценки в теории информации и в теории естественного отбора. В математическом выражении это разные функции ($y = -\log p$ и $z = \frac{qs}{1-qs}$), да и сама оценка имеет разный смысл. В теории информации она характеризует удельный вес варианта в популяции, а в теории естественного отбора она сверх того отражает и биологическое положение варианта в биогеоценозе. Однако чем жестче отбор, тем более обнаруживается его зависимость именно от наличного материала, который до известной степени начинает лимитировать его скорость. Поэтому при жестком отборе оценки вариантов в теории информации и в теории естественного отбора сближаются (при $s = 0{,}66$ скорость отбора в числовом выражении вдвое ниже количества информации). Максимальная скорость отбора, приходящаяся при очень малом коэффициенте s на уровень, близкий к 50% концентрации отбираемого фена, передвигается при более значительном коэффициенте $s > 0{,}1$ на меньшие концентрации, т. е. в сторону максимальной информации. При $s = 0{,}66$ максимум скорости отбора совпадает с максимумом информации, т. е. лежит на уровне 0,368 концентрации отбираемого фена.

Количество средней информации, характеризуя материал для отбора, указывает максимальный предел для возможной скорости отбора. Фактически предельные скорости естественного отбора никогда не достигаются. В случае движущей формы отбора возможные положительные варианты никогда не имеют большого селекционного преимущества, хотя и достигают оптимальных концентраций. В случае стабилизирующей формы отбора на стороне нормы могут быть очень большие преимущества по сравнению с отрицательными вариантами (в пределе до $s = 1$ в случае леталей). Но концентрация нормы всегда остается высокой, и скорость отбора лимитируется количеством элиминируемых вариантов (в пределе скорость отбора $\Delta p = q$, т. е. определяется только концентрацией элиминируемого варианта).

В первой фазе естественного отбора положительных вариантов происходит их накопление при очень небольшом коэффициенте селекции. По мере нарастания концентрации скорость естественного отбора сначала быстро возрастает до максимума, лежащего на уровне 0,4—0,5 концентрации отбираемого фена, а затем несколько медленнее падает. Коэффициент селекции, вероятно, не остается постоянным, а постепенно увеличивается вместе с отбором положительных вариантов вследствие накопления благоприятных комбинаций. В заключительной фазе завоевания всей популяции, т. е. становления новой нормы, естественный отбор замедляется и переходит в стабилизирующую форму с преобладающей элиминацией неблагоприятных уклонений от этой нормы. Хотя это происходит и при большом значении коэффициента селекции, однако уже при значительной концентрации новой нормы и поэтому с относительно небольшой скоростью.

Изменение скорости естественного отбора в зависимости от концентрации отбираемых вариантов обнаруживает закономерности, сходные с закономерностями изменения количества средней информации по тем же вариантам. Лимитирующее значение количества фенотипической информации выявляется в особенности при жестком отборе.

Все это позволяет сделать вывод, что обратная информация по фенотипам действительно является основой контролирующего механизма эволюции. Математическая мера этой информации дает представление о максимально возможных скоростях естественного отбора как регулирующего фактора. Конкретные скорости отбора, т. е. регуляции, определяются, однако, положением отбираемого варианта в биогеоценозе. Это положение характеризуется коэффициентом селекции. Фактически скорости отбора обычно далеко не достигают пределов, допускаемых количеством информации.

КОЛИЧЕСТВО ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ О СТРОЕНИИ ПОПУЛЯЦИИ И СКОРОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Все биологические системы характеризуются большей или меньшей способностью к саморегуляции, т. е. гомеостазису. С помощью авторегуляции поддерживается само существование каждой данной системы, ее состав и структура с ее характерными внутренними связями и закономерные преобразования всей системы в пространстве и времени. Гомеостатическими системами являются, конечно, прежде всего, отдельная особь каждого вида организмов, затем популяция как система особей одного вида, характеризующаяся своим составом и структурой с особыми взаимосвязями ее элементов, и, наконец, биогеоценоз, обладающий также определенным составом и структурой со своими, подчас очень сложными, взаимозависимостями.

Все эти гомеостатические системы не замкнуты — они взаимодействуют с факторами внешней для них среды. Поэтому биологические системы, во-первых, изменяются и, во-вторых, испытывают не только циклические изменения с возвратом к исходному состоянию, но и необратимые исторические изменения, связанные с изменениями во внешней среде. Исторические изменения также закономерны, как и циклические, и все они как бы направлены на поддержание существования данной системы. Это означает, что все изменения биологических систем регулируются, т. е. проверяются и выправляются в ходе самого изменения.

Механизмы контроля и регуляции, понятно, различны в разных системах. Однако общие принципы регуляции могут во всех этих случаях рассматриваться под единым углом зрения в свете учения о регулирующих устройствах. Применимость общих принципов кибернетики к авторегуляторным системам организмов и, в частности, к физиологическим регуляциям уже широко известна. Менее известна приложимость этих принципов к процессам индивидуального развития. При этой точке зрения, несомненно, открываются самые широкие перспективы познания факторов и закономерностей онтогенеза. Работа в этом направлении — одна из самых актуальных задач современной биологии. В некоторых статьях и в докладе на первом совещании по применению математических методов в биологии (см. статью «Перспективы применения точных методов для изучения факторов эволюции», в наст. сб.) я, однако, пытался показать применимость принципов кибернетики также и к процессам эволюционного преобразования популяций (и видов в целом).

Популяции входят в состав биогеоценозов как их органические части. Каждая популяция вступает в сложное взаимодействие с другими элементами биогеоценоза, а также и с неорганической средой. Не будучи замкнутой системой, популяция зависит от других частей биогеоценоза и вместе с ними подвергается как периодическим, так и направленным

историческим преобразованиям — эволюции. И в этих преобразованиях основное значение имеют регуляторные механизмы особей и всей популяции в целом. Оба регуляторных механизма (особи и популяции) связаны между собой линиями передачи информации в двух направлениях и на разных уровнях организации.

Прямая, управляющая информация передается на молекулярном уровне организации наследственного материала клетки. Основные единицы этой информации — гены. Характер ее преобразования определяется строением зиготы и взаимодействиями развивающегося организма с обычными факторами внешней среды.

Обратная, контролируемая информация передается на уровне организации всей особи в целом. Фенотип особи является при этом элементарной единицей информации для всей популяции. Характер преобразования обратной (фенотипической) информации определяется строением популяции (как преобразуемой системы) и ее взаимодействием с факторами данного биогеоценоза.

Интерпретация эволюции как саморегулируемого процесса исторического преобразования популяций позволяет использовать некоторые новые методы количественного учета биологических явлений. Вместе с тем она позволяет проверить их применимость к элементарным эволюционным преобразованиям. Речь идет прежде всего об определении количества информации как меры многообразия в строении популяции. Количество прямой информации — мера наследственного многообразия в строении зиготы и особи, а количество обратной информации — мера фенотипического многообразия форм данной популяции. Так как эволюционное преобразование популяции идет на основании оценок и отбора фенотипов (в условиях данного биогеоценоза), то в данном случае особое значение имеет количество обратной, т. е. фенотипической информации.

Через посредство фенотипов отдельных особей, определяющих формы их жизнедеятельности, в биогеоценоз поступает информация о многообразии состава популяции. Это многообразие служит материалом для преобразования популяции путем естественного отбора. Понятно, что возможности естественного отбора ограничиваются наличным материалом. Следовательно, если количество информации правильно отображает строение популяции, то в известных условиях должно сказываться ее лимитирующее значение для естественного отбора.

Мера общего количества информации — сумма отрицательных логарифмов вероятности различных вариантов. Эта мера очень удобна для учета наследственной информации, вносимой отдельной особью. Однако в применении к популяции она не совсем пригодна, так как эта величина зависит от численности популяции, которая, с одной стороны, может быть весьма различной (что затрудняет сравнение) и, с другой стороны, не может быть точно учтена (в природных условиях). Кроме того, при определении общего количества информации исключительно большое значение приобретают редкие варианты, которые также не всегда могут быть учтены.

Гораздо более удобной мерой служит количество средней информации на знак, т. е. на один ген при определении наследственной информации или на одну особь при определении фенотипической информации. Это количество измеряется суммой отрицательных логарифмов вероятностей отдельных вариантов, помноженных на вероятность каждого варианта (или на его концентрацию): $I = -\Sigma p_i \log p_i$.

Величина средней информации на особь не только падает (как и величина общей информации) для наиболее обычных вариантов, но падает и для редких вариантов (в пределе до нуля). Значение редких, трудно

уловимых вариантов в величине средней информации на особь по всей популяции поэтому крайне невелико. Эта величина определяется в основном частотой (концентрацией) нередких и обычных вариантов. Так как величина средней информации определяется простым суммированием по всем вариантам, то закономерности ее изменения можно установить и по любым отдельным вариантам.

Если принять во внимание фенотипическое выражение простых наследственных изменений, проявляющихся в виде мутаций, то для гаплоидного организма (или для гамет) особое значение имеет распределение двух взаимоисключающих фенотипов (соответственно аллеломорфным генотипам **А** и **а**). Для диплоидного организма этому соответствует распределение трех взаимоисключающих фенотипов (соответственно трем генотипам (**АА**, **Аа** и **аа**) или при полном доминировании двух фенотипов (**АА**+**Аа** и **аа**) в новом численном соотношении, определяемом формулой Гарди — Вейнберга.

Величина средней информации, вносимая отдельным вариантом $I_i = -p_i \log p_i$, изменяется при изменении его концентрации от 0 до 1, т. е. до полного насыщения популяции — от 0 (при $p = 0$) и до 0 (при $p = 1$). Величина возрастает по мере увеличения концентрации, достигает максимума при $p = 0{,}368$ и затем падает по мере вхождения варианта в состав обычной нормы. Это объясняется своеобразной оценкой варианта в теории информации (величиной $-\log p$). Когда вариант размножается, он теряет свою «новизну» и вместе с тем свое преимущественное положение в популяции. Эти преимущества сводятся к нулю, когда вся популяция составляется только из данного варианта, превратившегося таким образом в новую норму.

Максимум информации означает неустойчивое положение популяции, всегда готовой к изменению своего состава. Минимум средней информации означает редкость вариантов и определенность структуры популяции. Уже это показывает родство понятий количества средней информации и уровня энтропии как меры неопределенности. В физике уровень энтропии измеряется теми же величинами. В теории информации понятие энтропии сообщения употребляется наравне с понятием средней информации. В теории информации энтропия максимальна, когда отсутствуют ограничения в свободе выбора вариантов сообщения, т. е. когда все они равновероятны. В применении к популяциям организмов энтропия максимальна при полной свободе выбора вариантов фенотипа. При сопоставлении двух взаимоисключающих вариантов как суммарное количество средней информации, так и уровень энтропии максимальны при концентрации $p = 0{,}5$ для каждого варианта. Свобода выбора любого варианта для всей популяции в целом означает неустойчивость структуры, которая достигает максимума при максимальном значении для всех вариантов.

Свобода выбора варианта из состава популяции равнозначна свободе естественного отбора по данному варианту. Свобода естественного отбора по двум взаимоисключающим фенотипам (**А** и **В**) определяется не только равенством их концентраций, но и равенством их оценок. Поэтому свобода естественного отбора обеспечивается равенством концентраций только для равнозначащих вариантов. При этом условии (концентрации по 0,5) отбор может идти с одинаковой скоростью в обоих противоположных направлениях (т. е. как в пользу **А**, так и в пользу **В**).

Свобода естественного отбора есть, однако, лишь потенциальная возможность случайного переживания и размножения одного из вариантов. Она означает, по существу, отсутствие отбора вследствие равнозначности сопоставляемых вариантов. Свобода выбора означает состояние равновесия. Она не характеризует динамики эволюционных преобразований.

В конкретных случаях естественный отбор всегда имеет известную направленность. Последняя выражает ограничение свободы, т. е. отсутствие полной случайности выбора. Естественный отбор вводится в определенное русло. Кривая возможной скорости отбора в зависимости от концентрации варианта теряет свою симметричную форму (с максимумом на 50% концентрации) вследствие внесения нового фактора — положительной оценки отбираемого варианта.

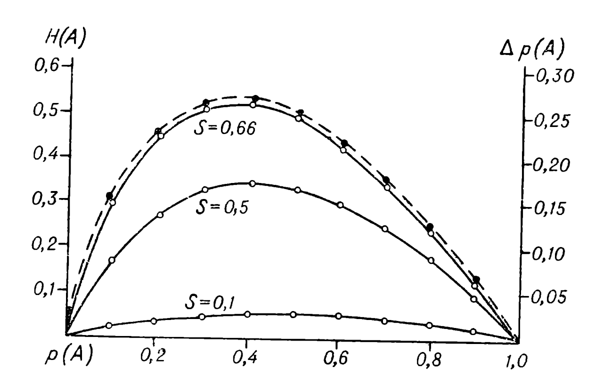


Рис. 1. Количество средней информации H (**A**) и скорость естественного отбора Δp(**A**) *в* зависимости от концентрации отбираемого варианта p(**A**) при разных значениях коэффициента селекции s. Прерывистая линия означает количество информации.

Однако и в понятии количества информации заключается своеобразная оценка рассматриваемых вариантов, и это также вносит асимметрию в строение кривой, выражающей количество средней информации, по отдельному варианту в зависимости от его концентрации (рис. 1).

Кривая, выражающая количество средней информации, вносимой одним вариантом в зависимости от его концентрации, имеет весьма характерную форму — она поднимается от нуля при нулевой концентрации варианта довольно круто до своего максимального значения и затем падает более полого вновь до нуля при концентрации $p = 1$, т. е. при полном насыщении популяции. Высшая точка кривой, означающая максимум информации и высший уровень энтропии, лежит не на концентрации 0,5, при которой казалось бы должна осуществляться максимальная свобода выбора, а на значительно более низкой концентрации $p = 0{,}368$ (рис. 1). Это связано с наличием положительной оценки варианта. Недостаток концентрации компенсируется на этом уровне качественным преимуществом варианта (его «новизной»). При более высокой концентрации это качественное преимущество уже теряется — вариант становится обычным и его выбор из свободного становится все более принудительным. Все это лишь следствие принятых методов оценки информации. Для нас важно отметить, что эта оценка имеет и биологический смысл. Это ясно обнаруживается при сопоставлении изменения количества средней информации с изменением скорости естественного отбора в тех же условиях, т. е. в зависимости от концентрации отбираемого варианта.

Мы не будем входить в детали довольно сложной математической теории естественного отбора, разработанной Р. Фишером, Дж. Холдейном и С. Райтом. Ограничимся лишь рассмотрением простейших случаев размножения гаплоидного и диплоидного организма с последовательной сменой ясно отграниченных поколений (т. е. когда разные поколения не смешиваются и не перекрывают друг друга) как у однолетних растений или у незимующих насекомых с одним циклом размножения.

Допустим, что один из взаимоисключающих вариантов (**A**) оставляет потомство в числе n особей, а другой вариант (**B**) за это же время производит $n(1-s)$ особей. Величина s называется коэффициентом отбора. Определим скорость («давление») естественного отбора как приращение концентрации отбираемого варианта в единицу времени. Естественная

биологическая единица времени — одно поколение. При указанных условиях вполне точные результаты дает следующая простая формула: $\Delta p = pq \frac{s}{1 - qs} = p \frac{qs}{1 - qz}$, где p — концентрация отбираемого варианта, а q — концентрация элиминируемого варианта. По условию $p + q = 1$. При очень малом значении селекционного коэффициента s дробь $s/1 - qs$ уменьшается и приближается к величине s. Наша формула совпадает тогда с известной приближенной формулой Фишера $\Delta p = pqs$, которая была предложена и пригодна только для учета самых малых интенсивностей отбора. При максимальном значении $s = 1$, когда происходит полная элиминация одного из вариантов, скорость отбора, естественно, определяется только концентрацией элиминируемого варианта $\Delta p = pq \frac{1}{1 - q}$. Так как $1 - q = p$, то, следовательно, $\Delta p = q$.

Зависимость скорости отбора от концентрации отбираемого варианта выражается кривой, которая имеет почти симметричную форму при малом коэффициенте отбора. В этом случае преобладает «свобода» выбора, т. е. случайная элиминация обоих вариантов. Однако по мере возрастания отборного значения одного из вариантов (**А**) кривая приобретает все более асимметричную форму. Максимум скорости естественного отбора сдвигается в сторону меньших концентраций тем сильнее, чем выше селекционное преимущество, выражаемое коэффициентом s.

Как асимметрия распределения величин информации, так и асимметрия распределения скоростей естественного отбора в зависимости от концентрации отбираемого фена определяются оценкой данного варианта. В теории информации эта оценка выражается отрицательным логарифмом вероятности данного варианта, который изменяется от бесконечно больших величин до нуля по мере насыщения популяции этим вариантом. В нашей формуле для скорости естественного отбора оценка дается другой величиной $\frac{qs}{1 - qs}$, которая падает по мере насыщения популяции от $\frac{s}{1 - s}$ до 0. При $s = 1$ она падает от ∞ до 0. При малых значениях s падение приближается к прямолинейному падению от величины s до 0.

Падение оценки варианта по мере насыщения им популяции имеет глубокий биологический смысл. Как и в теории информации вариант оценивается в своем значении только на фоне другого варианта (точнее, при учете разных других вариантов — на фоне всей популяции). Если вариант **А** очень редок, то он сталкивается в своей жизни главным образом с особями **В** и полностью выявляет свои преимущества. Если же вариант становится обычным, то он сталкивается не только с особями **В**, но и с особями **А**. В последнем случае вариант **А** не имеет никаких преимуществ. При концентрации **А** и **В** по 0,5 вариант **А** сталкивается с особями **А** и **В** в равном числе случаев.

Поэтому вариант **А** уже утратил половину своего качественного преимущества, а при полном насыщении популяции, когда она вся состоит из особей **А**, отдельная особь **А** уже не имеет никаких преимуществ перед другими особями данной популяции.

Таким образом, оценка варианта — величина переменная. Как и в теории информации, преимущества варианта оцениваются по соотношению концентрации этого варианта с концентрацией особей, лишенных преимуществ данного варианта. Однако биологическая оценка в теории естественного отбора отличается от математической оценки в теории информации, кроме способа измерения указанных преимуществ, еще и ко-

эффициентом s, который характеризует относительное положение обоих вариантов (**A** и **B**) в биогеоценозе. Между тем в теории информации учитывается только положение варианта в популяции.

В условиях жесткого отбора биологическая оценка варианта приближается к математической оценке в теории информации и это ведет к тому, что кривая, выражающая зависимость скорости естественного отбора от концентрации отбираемого варианта, приближается к кривой, обозначающей количество информации. При $s = 0{,}66$ обе кривые (при сопоставимых масштабах, именно вдвое большем масштабе для скорости отбора) почти сливаются (см. рис. 1) и максимальный уровень обеих кривых лежит на концентрации $p = 0{,}368$. В числовом выражении скорость отбора достигает половины количества средней информации. Это возможно, однако, лишь при очень жестком отборе. Очевидно, в этом случае количество средней информации уже ограничивает скорость естественного отбора.

В естественных условиях существования природной популяции такого жесткого отбора никогда не бывает (во всяком случае, в сочетании с оптимальной концентрацией). При отборе положительных вариантов (движущая форма отбора) величина селекционного преимущества (т. е. коэффициент s) не может быть большой. Вариант не может превзойти норму сразу во всех отношениях, даже при резкой смене обстановки в биогеоценозе. Новая норма никогда не создается сразу! Величина коэффициента селекции, безусловно, менее 0,5 и в большинстве случаев менее 0,1. При этих условиях скорость естественного отбора увеличивается по мере возрастания коэффициента селекции и ее максимум сдвигается в сторону максимальной информации. Однако этот уровень, очевидно, никогда не достигается.

При стабилизирующей форме отбора в пользу установившейся нормы, т. е. при элиминации отрицательных вариантов, селекционное преимущество нормы может быть очень большим. Коэффициент селекции может достигать предельного значения $s = 1$ (при элиминации леталей). При этом максимальная скорость отбора могла бы быть достигнута лишь на самых больших концентрациях элиминируемого варианта (т. е. на малых концентрациях нормы). Эти концентрации в природных условиях невозможны, так как всякая популяция может существовать лишь при преобладании относительной нормы, а не при преобладании резко отрицательных вариантов. При большом значении s скорость стабилизирующего отбора лимитируется наличием элиминируемого материала (она приближается, как мы видели, к $\Delta p = q$) и в конце концов скоростью возникновения данной мутации, т. е. мутабильностью.

В наших расчетах мы исходили из предположения, что селекционный коэффициент известного варианта остается на протяжении его отбора постоянным. В природных условиях естественного отбора это вряд ли так. Можно предполагать, что в условиях медленного становления новой нормы коэффициент селекции не остается постоянным, но по мере отбора положительного варианта возрастает вследствие комбинирования и накопления положительных свойств в самом варианте. Это приведет к самоускорению процесса отбора. Наоборот, при стабилизирующей форме отбора, когда вредные варианты подлежат элиминации, коэффициент селекции в пользу нормы, т. е. значение s, может падать вследствие комбинирования и нейтрализации отрицательных свойств варианта. Это приведет к замедлению стабилизирующего отбора и сохранению в популяции известного резерва обезвреженных наследственных изменений.

И величина средней информации, и скорость естественного отбора характеризуются в популяциях диплоидных организмов иным распреде-

лением, чем в популяциях гаплоидов. Это зависит, однако, исключительно от иных соотношений между фенотипами в популяции диплоидов. Если в популяции гаплоидов (или в массе гамет) численные соотношения между взаимоисключающими типами **А** и **В** определяются формулой $p + q = 1$, то в популяции диплоидов они определяются известной формулой Гарди — Вейнберга: $(p + q)^2 = 1$, или $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. В этом случае имеется три генотипа — **АА**, **Аа**, **аа**, которым соответствуют взаимоисключающие фенотипы в численном соотношении, указанном приведенной формулой. Если бы мы представили графически изменение количества средней информации в зависимости от концентрации каждого данного фена, мы получили бы такую же кривую, какую мы приводили для гаплоидов. Однако сама концентрация одного из фенотипов, именно **Аа**, изменяется по мере изменения концентрации **АА** или **аа** несколько иначе — она сначала поднимается до максимума в 50% численности всей популяции, а затем падает до 0, когда один из гомозиготных фенотипов насыщает популяцию. Так как при этом изменении концентрация генофенотипа **Аа** дважды достигает уровня 0,368, то и величина средней информации имеет два максимума. Сходным образом изменяется и скорость естественного отбора как по гомозиготным фенотипам **АА** и **аа**, так и по гетерозиготному фенотипу **Аа**. В том случае, если фенотип **Аа** имеет одинаковые селекционные преимущества перед обеими гомозиготами **АА** и **аа**, естественный отбор имеет также два максимума скорости, которые при $s = 0{,}66$ совпадают с максимумами количества средней информации (рис. 2). Кривая распределения скоростей отбора при этом, так же как и кривая средней информации, вполне симметрична. Если же селекционное преимущество **Аа** выражается в большей степени в отношении одной из гомозигот, то уровень максимальной скорости отбора лежит на стороне большей концентрации этой гомозиготы и кривая теряет свою симметрию.

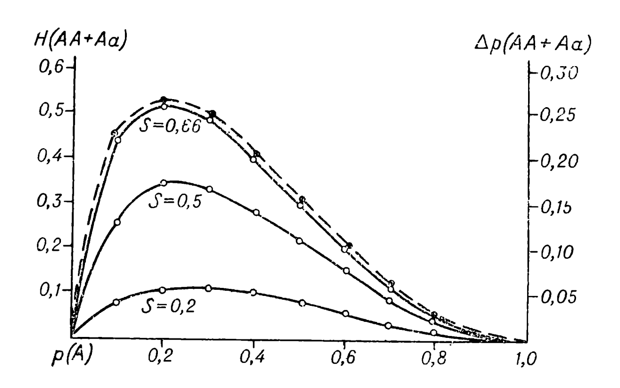


Рис. 2. Количество средней информации H (**АА**+**Аа**) и скорость естественного отбора Δp (**АА**+**Аа**) доминантного фенотипа в зависимости от концентрации отбираемого гена p (**А**) при $s = 0{,}2$, при $s = 0{,}5$ и $s = 0{,}66$. Прерывистая линия означает количество информации.

Сопоставление оценок фенотипа **Аа** в теории информации и в теории естественного отбора очень поучительно, так как наглядно показывает относительность этих оценок. Как в теории информации, так и в теории естественного отбора фенотип оценивается не по своим свойствам, а по преимуществу, выявляемому на фоне всей популяции. В случае гетерозиготы **Аа** ее оценка имеет два максимума — один максимум на фоне абсолютно преобладающей гомозиготы **аа** и другой максимум на фоне полного преобладания гомозиготы **АА**. Если гетерозигота имеет равные преимущества перед обеими гомозиготами, то кривая скорости отбора **Аа** в зависимости от концентрации одной из гомозигот имеет два одинаковых максимума. Если же преимущества гетерозиготы выражены больше в отношении одной из гомозигот, то и максимум скорости отбора поднимается выше на стороне преобладания этой гомозиготы в составе популяции.

Эти двухвершинные кривые количества средней информации и скорости отбора гетерозиготы ясно показывают, что чисто математическая оценка вариантов по их распределению имеет и биологическое значение — она характеризует положение варианта в популяции и указывает на возможное распределение скоростей отбора. Однако, как уже указывалось, конкретные скорости отбора определяются не только положением варианта в популяции, но и его положением в биогеоценозе, характеризуемом коэффициентом отбора s.

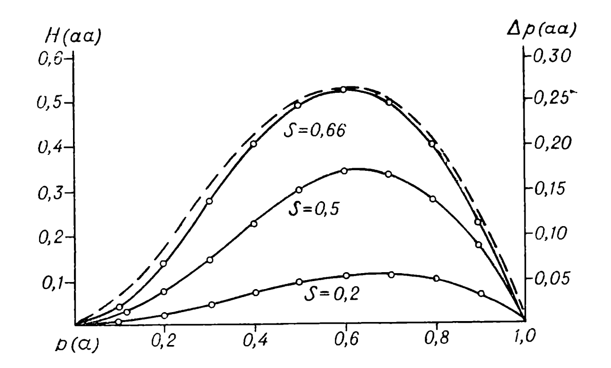


Рис. 3. Количество средней информации H (аа) и скорость естественного отбора Δp (аа) рецессивного фенотипа в зависимости от концентрации отбираемого гена p(а) при $s = 0{,}2$, $s = 0{,}5$ и $s = 0{,}66$.

Скорость естественного отбора трех фенотипов определяется их селекционными преимуществами, выражаемыми коэффициентами s для гомозиготы и hs для гетерозиготы. В данном случае h — показатель степени доминирования. При полном доминировании (идеализированный случай, когда $h = 0$) фенотип **Аа** сливается с фенотипом **АА**, и тогда мы вновь имеем дело с двумя взаимоисключающими фенотипами (**АА** + **Аа** и **аа**), однако с новым численным соотношением (согласно $p^2 + 2pq$ и q^2). Как количество средней информации, так и скорость естественного отбора определяются этим соотношением.

В теории естественного отбора нас интересуют, однако, в основном наследственные изменения, и поэтому скорость естественного отбора, идущего по фенотипам, рассматривают на фоне изменения концентрации наследственных единиц — генов. В этом случае распределение скоростей естественного отбора кажется совершенно своеобразным и притом различным для доминанты и для рецессива. Это различие является, однако, только выражением расхождения между генотипом и фенотипом и указанных численных соотношений между фенотипами при доминировании. Поэтому оно в равной мере сказывается и на распределении величин средней информации (рис. 3 и 4). Кривые, показывающие изменение количества фенотипической информации в зависимости от концентрации соответствующих генов, сохраняют свое общее сходство с кривыми распределения скоростей естественного отбора. Эти кривые почти сливаются при жестком отборе. При $s = 0{,}66$ скорость естественного отбора достигает в числовом выражении половины количества информации по данным фенотипам. Кривая, показывающая количество средней информации и скорость отбора гетерозиготы **Аа**, интересна не только по своей форме. Она демонстрирует также весьма благоприятные условия отбора гетерозиготы в огромном диапазоне концентрации каждого из генов от $p = 0{,}1$ до $p = 0{,}9$ или каждой из гомозигот от 0,01 до 0,8 (рис. 5).

В случае гаплоидного организма естественный отбор, идущий по фенотипам, является в то же самое время и отбором генотипов, который непосредственно и в той же мере ведет к изменению концентрации генов в популяции. У диплоидных организмов наличие гетерозиготных особей

приводит к некоторому усложнению вследствие появления промежуточного типа, роль которого в отборе может быть различной. При полном доминировании фенотип гетерозиготы сходен с доминантной гомозиготой, и это ведет к значительному увеличению численности доминантного фенотипа. Скорость естественного отбора доминантного гена при этом, однако, снижается ввиду отбора фенов **Aa**, которые содержат, кроме отбираемого гена **A**, также элиминируемый ген **a**. Снижается также и скорость отбора рецессивного гена **a**, который отбирается только по относительно редкому вначале фену **aa** и оказывается недоступным для отбора по обычным фенам **Aa**. Все это ведет к уменьшению скорости отбора генов по фенотипам и гаплоидных организмов. Для отбора доминантных генов это уменьшение скорости отбора особенно значительно вначале, когда практически все гены **A** заключаются в гетерозиготах **Aa**. Поэтому скорость отбора доминанты вначале снижена вдвое. Однако по мере увеличения количества гомозиготных доминантов **AA** скорость отбора гена **A** увеличивается и приближается к скорости отбора фена **AA** + **Aa**, так как относительное количество гетерозигот **Aa** уменьшается. Наоборот, при отборе рецессивного фенотипа **aa** отбор гена **a** идет вначале почти с той же скоростью, как и отбор фена **aa**, так как последний содержит только гены **a**. Однако по мере увеличения концентрации **a** элиминируемые гены **A** сохраняются главным образом в гетерозиготах **Aa**. Элиминация последних замедляет отбор генов **a** примерно вдвое (по сравнению со скоростью отбора фенотипа **aa**).

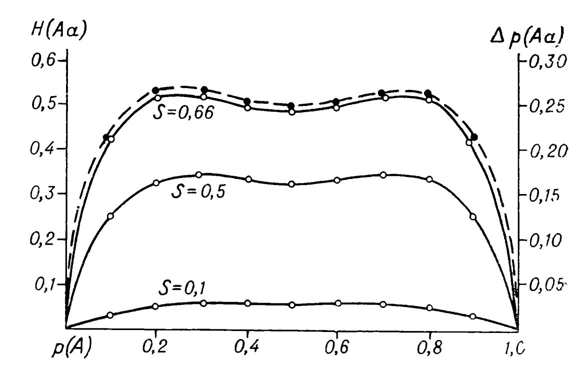


Рис. 4. Количество средней информации H (**Aa**) и скорость естественного отбора Δp (**Aa**) гетерозиготного фенотипа в зависимости от концентрации гена p (**A**) при $s = 0{,}1$, при $s = 0{,}5$ и $s = 0{,}66$. Количество средней информации обозначено прерывистой линией.

Мы ограничиваемся этими немногими замечаниями, так как вопрос об естественном отборе генов в популяциях хорошо разработан (R. Fisher, J. Haldane, S. Wright и др.). Наша задача сводилась лишь к сопоставлению закономерностей в изменении скоростей естественного отбора, идущего только по фенотипам, с закономерностями изменения величин средней информации по тем же фенотипам в зависимости от распределения фено- и геновариантов в популяции.

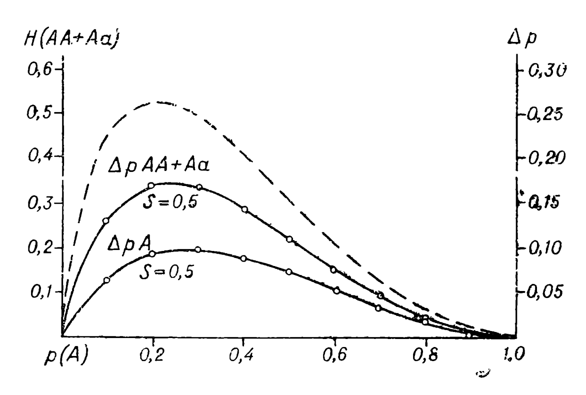


Рис. 5. Количество средней информации и скорость естественного отбора доминантного фенотипа **AA**+**Aa** и гена **A** по фенотипу **AA**+**Aa** при $s = 0{,}5$ в зависимости от концентрации гена p(**A**). Количество информации обозначено прерывистой линией.

ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА В СВЕТЕ КИБЕРНЕТИКИ

Применение принципов кибернетики получило в биологии уже довольно широкое распространение. Первые попытки в этом направлении были сделаны самим Н. Винером (Wiener, 1948), обобщившим в своей книге основные принципы устройства автоматически регулируемых механизмов не только в машинах, но и в живых организмах. Понятие наследственной информации встречается уже в представлениях Э. Шредингера об организации хромосом (Schrödinger, 1945), хотя общая теория информации была разработана позднее К. Шенноном (1947—1948). В приложении к биологии кибернетика и теория информации использовались главным образом для анализа регуляторных процессов, осуществляющихся в организме через посредство нервной системы. В известной степени новой точкой зрения охватываются также эндокринная система и все регуляторные механизмы организма в целом (гомеостат). Всеобщее применение получил термин «наследственная информация» (Lerner, 1954). Были также попытки использовать понятие наследственной информации для описания процессов индивидуального развития. Что же касается вопроса о закономерностях эволюционного процесса, то мне известна только одна, на мой взгляд, крайне неудачная попытка приписать и в этом случае (как и в индивидуальном развитии) регуляторные функции наследственному материалу с его генами.

К сожалению, распространение термина «наследственная информация» в биологии происходит без достаточной критики и его применение не всегда оправдано. Это приводит к тому, что понятие информации, ценное именно своей определенностью, быстро теряет свои границы и становится таким же неопределенным, как и большинство биологических понятий, являющихся поэтому источником бесконечных и совершенно бесплодных дискуссий. Чтобы избежать последних, представляется совершенно необходимым твердо держаться того содержания понятия информации, которое принято в общей теории информации.

Биологи теперь часто применяют термин «наследственная информация» как простой синоним наследования. Такая замена терминов ничем не оправдана, она вносит ненужные ограничения в понятие наследования и может привести только к путанице. Еще чаще термин употребляется для обозначения специфического действия наследственного материала в развивающемся и в зрелом организме. Предполагается использование химических средств передачи «информации» от наследственных единиц, генов, посредством энзимов и гормонов к развивающимся и функционирующим частям организма (в виде локального действия в клетке или дистантной индукции). И в том и в другом случае термин используется лишь для образного описания различных способов передачи некоторых активных веществ. В первом случае речь идет о передаче материала от

одной особи к другой — дочерней. Во втором — предполагается реализация наследственного материала в индивидуальном развитии особи. Последнее относится, однако, не к передаче наследственной информации, а к ее преобразованию, что должно, конечно, изучаться, но в других терминах.

Специфика понятия информации, применяемого в кибернетике, при указанном его расширении теряется, и вместе с тем теряет основное его преимущество — возможность количественного учета информации. Между тем вся ценность понятия «информация» заключается в его определенности, в возможности измерения количества информации и оценки ее качества. Это возможно, однако, только на основе разработанной Шенноном статистической теории информации.

НЕОБХОДИМЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЗМОВ

Основными факторами эволюции организмов обычно считаются: 1) мутабильность, ведущая к изменению генетического состава популяции, 2) случайные колебания концентрации различных мутаций вследствие колебаний численности популяций во времени и в пространстве, 3) ограничения панмиксии при различных формах изоляции и 4) естественный отбор, связанный с различной жизненностью различных генотипов в данных условиях существования. К этому иногда прибавляют в качестве пятого фактора вселение в свободную экологическую нишу.

В значении всех этих факторов для эволюции не может быть никаких сомнений. Однако нельзя не видеть, что перечисленные факторы не равноценны. Мутабильность, конечно, обязательная предпосылка. Колебания численности могут способствовать случайному увеличению концентрации одних мутаций и выпаданию других. Они, однако, не могут рассматриваться в качестве необходимого фактора, определяющего возможность эволюции. Точно так же и изоляция, будучи необходимым фактором внутривидовой дифференциации и видообразования, не может рассматриваться в качестве обязательного условия эволюции вообще. Кроме наследственной изменчивости (мутабильности), только естественный отбор — совершенно необходимая предпосылка эволюционного процесса.

Имеется, однако, еще одна предпосылка, о которой не говорят, так как она, по-видимому, считается само собой разумеющейся. Это — способность к поддержанию своей жизни и к самовоспроизведению (Watson, Crick, 1953). Если попытаться проследить историю организмов назад до истоков самой жизни, то становится очевидным, что именно в поддержании своей жизни и в самовоспроизведении лежат как основы существования организмов, так и все необходимые условия для их эволюции. В самовоспроизведении имеется и источник мутабильности, а способность к поддержанию своей жизни наиболее примитивная основа естественного отбора.

Способность к самовоспроизведению заложена в химическом строении молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), являющихся основой всех форм жизни (включая вирусы). Способность нуклеотидов к полимеризации обусловила возможность наращивания огромных молекул нуклеиновых кислот, обладающих поэтому глубоко индивидуальным строением и свойствами. Строение молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты в виде парной цепочки со слабыми водородными связями между обоими партнерами допускает продольное расщепление молекулы. После расщепления каждая цепь синтезирует недостающего ей партнера и восстанавливает

таким образом свое исходное парное строение. При этом самовоспроизведении в точности повторяется индивидуальная структура материнской молекулы. Молекулы ДНК, несомненно, представляют собой регуляторы процессов внутриклеточного синтеза индивидуальных молекул рибонуклеиновых кислот, а через это и синтеза специфических белковых тел и энзимов. Способность к самовоспроизведению более сложных биологических структур — хромосом и клеток — есть уже результат дальнейшей эволюции первичных живых существ, в основе которой лежит возможно точное, равномерное и синхронное распределение всех наиболее существенных элементов живого вещества. Механизм митотического деления клеток представляет, очевидно, результат длительной эволюции, достигнутый, однако, живыми организмами еще задолго до оформления основных ветвей растительного и животного мира. Несомненно, что первые живые существа были весьма мало устойчивыми и при их воспроизведении очень часто возникали самые разнообразные уклонения (Fisher, 1930). Только приобретение указанного механизма равномерного распределения всех наиболее ответственных элементов клетки привело к более точной репродукции материнских свойств в дочерних особях.

Поэтому мы считаем изменяемость первичным явлением, выражением неизбежного несовершенства репродукции на первых этапах эволюции живых существ. По мере выработки более точных механизмов, обеспечивающих точное воспроизведение унаследованных свойств, первичная изменяемость организмов постепенно вводилась во все более узкое русло ограниченной мутабильности.

Способность к поддержанию своей жизни при меняющихся условиях существования означает безотказную работу синтезирующих механизмов при известном минимуме необходимых жизненных средств, т. е. доступных внешних источников веществ и энергии. Существа, которые не могут использовать средства окружающей среды для поддержания своей жизни и размножения, гибнут. Те особи, которым удается использовать наличные средства, сохраняют свою жизнь и распространяют ее путем самовоспроизведения. В этом простом выживании жизнеспособных особей находит свое выражение наиболее примитивная форма естественного отбора. В течение прогрессивной эволюции непрерывно усложнялись условия существования организмов и значительно изменялись формы естественного отбора.

Здесь отмечены пока только наиболее элементарные основы эволюционного процесса, и мы видим, что они заложены в химических основах строения организмов и могут быть прослежены до самых истоков жизни. В способности к самовоспроизведению мы видим и начало наследственности, а в несовершенстве этой способности — источник наследственной изменчивости. В способности к поддержанию своей жизни мы видим основы авторегуляции и объект для действия простейших форм естественного отбора.

ИСХОДНЫЕ ФОРМЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

Основное выражение эволюционного процесса на всех этапах развития органического мира — непрерывное приспособление живых существ к условиям окружающей среды. Это приспособление происходит посредством естественного отбора, и поэтому неудивительно, что адаптация и отбор имеют одни и те же корни в первичных формах жизни. Живые организмы всегда требовали известных условий, без которых не были возможны ни поддержание жизни, ни самовоспроизведение. Формы, в кото-

рых проявлялась жизнь, были различны. Уже первые живые существа различались между собой как по источникам питания, так и по источникам используемой энергии. Таким образом, и условия существования различных организмов были всегда различными. В известных условиях могли существовать только некоторые, определенные организмы. В этой способности жить, расти и размножаться в определенных условиях среды и выражалась их приспособленность. Она проявлялась просто в способности поддерживать свою жизнь и в способности к самовоспроизведению в данных условиях. И естественный отбор в простейших условиях выражался в простом выживании и размножении одних, более приспособленных особей и гибели или отсутствии самовоспроизведения у других, менее приспособленных.

В основе таких различий, связанных с жизнеспособностью в разных условиях, лежат прежде всего различия в обмене веществ и энергий, что в свою очередь определяется структурой основных химических веществ, регулирующих этот обмен. Таким образом, и естественный отбор вел одновременно к отбору известных химических структур. Это — молекулы ДНК и их производные молекулы РНК, белков и энзимов, все они представляют собой сложные полимерные органические соединения с высокой индивидуальностью. При самовоспроизведении молекулы ДНК повторяются в точной копии, а это влечет за собой и аналогичное воспроизведение производных веществ. При взаимодействии с различными химическими или физическими агентами возможны все же нарушения структуры молекулы ДНК — стереохимические перестройки. Такие перестройки и служат источником индивидуальных различий и материалов для естественного отбора. Надежность точного воспроизведения, естественно, зависит от числа распределяемых при делении сходных биологических структур. Чем их больше, тем вероятнее их равномерное распределение. Число биологических единиц определяется их способностью к самовоспроизведению, в основе которой лежит самовоспроизведение полимерных химических соединений (ДНК). При самовоспроизведении элементарных биологических единиц, без последующего разделения всего организма (особи), увеличивается их общее число. Таким образом, биологическая «полимеризация» ведет к усложнению организации уже на доклеточной стадии развития живых существ. Увеличивалось число генов, число митохондрий и число молекул важнейших химических веществ. Увеличение числа сходных единиц допускало в известной степени изменение отдельных элементов без нарушения жизнеспособности организма в целом. Эти изменения вели к возникновению вариантов, служивших объектом для деятельности естественного отбора и дальнейшей эволюции организмов на пути дифференциации их элементарных структур и функций. Однако обособление и специализация функций требовали и их согласования и объединения. Дифференциация, естественно, дополнялась интеграцией.

Таким образом, в результате полимеризации, дифференциации и интеграции генов возникли хромосомы как наиболее ответственные структуры на клеточном уровне организации. В дальнейшей эволюции самовоспроизведение клеточных структур без разделения клеток приводило к новым типам усложнения организации — к многохромосомным и многоядерным простейшим организмам. Неполное разделение клеток приводило к образованию колоний и к возникновению многоклеточных организмов. И многоклеточность можно рассматривать как особую форму биологической полимеризации, которая таит в себе условия для возможности дальнейшей эволюции путем изменения и специализации отдельных элементов сложного организма. И здесь полимеризация послужила начальным этапом усложнения, ведущего к прогрессивной диф-

ференциации и интеграции специализированных клеток. Однако и специализированные клетки сохраняли способность к самовоспроизведению, и это вело к умножению числа сходных клеток, объединенных в тканях сложного организма. Дальнейшая специализация вела к еще большему усложнению организации. Именно увеличение числа сходных элементов, т. е. биологическая полимеризация, обычно лежит в основе прогрессивного развития сложных систем и органов, так как является предпосылкой для возможности дальнейшей дифференциации и интеграции клеточных структур (например, в эволюции глаза и центральной нервной системы, особенно у насекомых и у позвоночных). Вместе с тем увеличение числа сходных элементов — простейшее средство для увеличения надежности воспроизведения, для интенсификации функций и расширения связей с внешней средой. И в половом размножении необходимость известной страховки от случайных неудач приводила к увеличению числа органов размножения как у растений, так и у животных. У сидячих животных это послужило основой повторности этих органов в радиальной ориентации (антимерия). У подвижных животных с билатеральной симметрией органы рамножения располагались последовательно вдоль оси, и это отражалось затем на всей организации, послужив источником возникновения метамерии. И в этом случае повторность в расположении органов по сегментам тела, т. е. биологическая полимеризация, дала возможность внести изменения в строение отдельных метамеров и достигнуть известной специализации. Таким образом, полимеризация привела к дифференциации и интеграции многоклеточных структур, органов и систем на высшем уровне организации.

В связи с дальнейшими вопросами можно здесь же отметить, что на тех же принципах строилась и эволюция материальной основы наследственного воспроизведения организмов — структуры хромосом и всего генома в целом.

РЕГУЛИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Известная степень авторегуляции — необходимое условие поддержания жизни в меняющихся условиях существования даже на низших уровнях организации живых систем. Соответственно и клетка имеет свой регуляторный аппарат, и сложный многоклеточный организм обладает сложной системой регуляторных механизмов (гомеостат). Эти механизмы дают организму известную степень устойчивости, позволяющей ему поддерживать свое существование, расти и размножаться при обычных изменениях в факторах той внешней среды, к которой данный организм приспособлен (Шмальгаузен, 1945, 1946).

Все высшие организмы проходят более или менее сложный цикл изменений в течение своей индивидуальной жизни — они растут, развиваются, меняют свои функции, а также и условия своего существования, переходят из одной среды в другую, иногда резко отличную. Все эти изменения, включаемые в понятие индивидуального развития или онтогенеза, происходят в тесном и непрерывном взаимодействии с факторами внешней среды, доставляющими необходимые условия для этого развития. В такого рода изменениях выражаются видовые и индивидуальные наследственные свойства организма в виде определенных, специфических норм реагирования на внешние факторы, что указывает на значение внутренних факторов во всех этих преобразованиях. Индивидуальное развитие протекает «нормально» для данного вида также и при некоторых уклонениях во внешних факторах и очень часто сопровождается

адекватными ответами на эти уклонения, так что организм может сохранять свою жизнеспособность и приспособленность в различных условиях существования в пределах обычных их колебаний. Все это указывает на наличие регуляторных механизмов, определяющих течение процессов индивидуального развития.

В историческом развитии организмов, их эволюции, основной путь — прогрессивная адаптация, т. е. непрерывное приспособление организмов к меняющимся условиям существования. Эти изменения протекают, однако, уже не в особи, а в ряде ее потомков или, точнее, в ряде последовательных поколений, составляющих некоторую более или менее обособленную популяцию данного вида. Закономерность изменений, ведущих к дальнейшей и все более тонкой приспособленности организмов к различным факторам внешней среды, заставляет и здесь говорить о наличии механизма, регулирующего ход таких изменений. Основа этой регуляции хорошо известна, и мы уже говорили о ней. Это — естественный отбор.

Таким образом мы познакомились уже с двумя механизмами, регулирующими преобразования живых организмов. Один из них действует в масштабе индивидуального развития особи, другой — в масштабе исторического развития популяции и даже вида в целом. Оба механизма должны быть связаны между собой, так как всякая популяция состоит из особей и перестраивается только посредством их размножения и развития. Действие регуляторного механизма развития особи явно зависит от унаследованных норм реакции на изменения во внешних факторах. Действие регуляторного механизма преобразования популяции, т. е. естественный отбор, также зависит от унаследованных свойств популяции и форм ее взаимодействия с факторами внешней среды. Оба механизма обнаруживают теснейшую взаимозависимость с внешними факторами, однако эта взаимозависимость проявляется в различных формах, так как относится к разным уровням организации и различным процессам. Гомеостат как выражение унаследованных норм реакций на изменения во внешних факторах является регулятором индивидуального развития особи. Естественный отбор как выражение сложных взаимоотношений между особями данного вида и условиями внешней среды представляет собой механизм исторического преобразования популяций и видов в целом, т. е. эволюции.

Таким образом, мы считаем, что основной регулирующий механизм эволюции — это те сложные взаимоотношения между организмом и средой, которые Дарвин назвал борьбой за существование, и результат этих взаимоотношений — естественный отбор. Возможны, правда, и другие точки зрения. Единственная известная мне попытка связать закономерности эволюции с принципами кибернетики исходит из предположения о том, что основной регулирующий механизм эволюции лежит в геноме и что естественный отбор — лишь средство осуществления обратной связи от внешней среды к организму, т. е. отбор «информирует» организм о его положении во внешней среде. Организм как бы сам выступает в качестве регулятора своей эволюции. Автогенетический характер этой концепции очевиден. Механизм эволюции, по существу, остается непонятным.

Можно было бы предположить и нечто весьма сходное. Регулирующий механизм лежит в самом геноме, а обратная информация подается непосредственно факторами внешней среды. Геном отвечает на изменения во внешних факторах адекватными изменениями, т. е. такими, которые проявляются в развитии приспособительных признаков организации. Такое по внешности материалистическое объяснение по существу также идеалистическое, так как привлекает для «объяснения» неизвестные и непонятные явления — адекватность изменения наследственной основы и

столь же адекватное изменение процессов развития, ведущее к приспособительным преобразованиям организации. Это — сложная цепь невероятностей. Она построена на совершенно необоснованном предположении о возможности непосредственного влияния внешних факторов и адекватной перестройки аппарата наследования. Этот аппарат развивался в течение всей эволюции организмов в направлении возможно большей точности самовоспроизведения и возможно большей защиты от ненормальных внешних воздействий. В результате он весьма надежно защищен от посторонних влияний целой системой регуляторных механизмов клетки и всего организма в целом.

Если рассматривать процесс эволюции с точки зрения кибернетики, то становится совершенно ясным, что регуляция этого процесса осуществляется в сложном взаимодействии внешних и внутренних факторов. Точная приспособленность организма к неорганическим или климатическим факторам (в широком смысле) и в особенности к сложным биологическим соотношениям данного «биогеоценоза», в котором он нормально живет, показывает, что все эти факторы имеют свое значение в регуляции эволюционного процесса.

В роли регулятора эволюции выступает, следовательно, весь биогеоценоз (Сукачев, 1945), включающий рассматриваемый вид (популяцию) организмов. Биогеоценоз как регулятор должен быть связан с развивающейся популяцией организмов двумя линиями связи — прямой линией передачи управляющих сигналов от биогеоценоза к популяции и линией обратной связи, передающей в биогеоценоз информацию о действительном состоянии популяции. Наличие таких линий связи нетрудно показать. По линии прямой связи происходит передача наследственной информации от биогеоценоза к популяции через зиготы каждого нового поколения. Наследственная структура зигот отражает влияние (через естественный отбор и комбинирование признаков родительских особей) биогеоценоза и реализуется в развивающихся особях, вливающихся в состав популяции. Обратная информация передается биогеоценозу посредством специфических форм жизнедеятельности отдельных особей данной популяции. Эта информация преобразуется в биогеоценозе (т. е. в «регуляторе») в результате борьбы за существование и естественного отбора и передается в популяцию в виде нового поколения преобразованных зигот.

Таким образом осуществляется двусторонняя связь между биогеоценозом и включенной в его состав популяцией. Однако между обеими линиями передачи информации нет непосредственной связи, так как они находятся на разных уровнях. Наследственная информация передается на молекулярном и, во всяком случае, на внутриклеточном уровне организации, а обратная информация — только на уровне организации целой особи.

Переход от одной линии связи к другой осуществляется здесь (как обычно и в технике) через посредство очень сложного механизма преобразования. Наследственная информация преобразуется в процессах индивидуального развития в средства передачи обратной информации — в фенотип особи, являющийся полноценным носителем жизни и активным участником наступления на жизненные ресурсы биогеоценоза (борьба за существование). Это преобразование протекает в условиях непрерывного взаимодействия с факторами внешней среды, однако не в простой зависимости от них, а в виде реализации унаследованных норм реакций под контролем сложных регуляторных механизмов клетки и всего организма в целом.

В биогеоценозе происходит новое преобразование обратной информации в наследственную с переходом от уровня организации особи (фе-

нотипа) на уровень внутриклеточной организации (в половых клетках и зиготе). Это совершается в результате естественного отбора и полового процесса. Оно начинается с контроля организации (в борьбе особей за существование) и естественного отбора особей и завершается созреванием половых клеток и образованием зигот с новыми комбинациями наследственных свойств двух особей, прошедших все жизненные испытания в данном биогеоценозе. Этим и замыкается полный круг преобразований в элементарном цикле эволюции (Шмальгаузен, 1958; Schrödinger, 1945).

Для более совершенной регуляции эволюционного процесса необходима, очевидно, безупречная работа основных звеньев всего регулирующего механизма, а именно безошибочная передача информации по обоим каналам связи и адекватное внешним условиям преобразование этой информации в двух его механизмах: в индивидуальном развитии и в процессе естественного отбора. Так как регулирующие механизмы индивидуального преобразования и эволюционных изменений популяции не являются замкнутыми системами, а связаны с внешней средой, то необходимо считаться с возможностью различных случайных внешних влияний, которые оказываются в роли «помех», искажают передачу информаций и нарушают нормальное течение преобразований.

ПЕРЕДАЧА НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ И ЕЕ ЗАЩИТА ОТ ПОМЕХ

Для передачи наследственной информации использован уже описанный механизм самовоспроизведения молекул ДНК и равномерного распределения биологических единиц — генов и хромосом — при митотических клеточных делениях. Строение молекул ДНК в виде двойной цепочки нуклеотидов, различающихся по входящим в их состав основаниям пуринового (адеин или гуанин) или пиримидинового ряда (темин или цетозин), обеспечивает почти неограниченную возможность создания новых индивидуальных комбинаций. В парной цепочке ДНК указанные основания образуют дополняющие друг друга пары: аденин с тимином или цитозин с гуанином. Такие пары, чередуясь в определенной последовательности по всей молекуле, определяют индивидуальные ее свойства. При большом числе звеньев, исчисляемых тысячами, комбинированное чередование четырех различных знаков (две пары оснований, два возможных положения) обеспечивает возможность «записи» наследственной информации любой сложности в виде условного кода (точно так же азбука Морзе использует только четыре знака для передачи какого угодно сообщения). Химическая единица этого кода, очевидно, есть пара оснований в молекуле ДНК. Расщепление и восстановление этой молекулы гарантирует точное ее копирование при воспроизведении (Watson, Crick, 1953).

Биологической единицей наследственной информации является более сложное образование — ген, в состав которого входит не только ДНК, определяющая его индивидуальность, но и РНК и протеины. Дробимость гена во многих случаях уже доказана, и ген является в сущности блоком информации. Гены — элементарные и притом дискретные биологические единицы наследственной информации. Их дискретность доказывается возможностью изолированного их изменения в мутациях и фактическим разделением соседних генов при разрывах хромосом и обмене их частями. И все же они не обособлены друг от друга. Они располагаются в определенной последовательности в виде более или менее длинной цепочки, образующей отдельную хромосому. Внутри хромосомы они связаны силами

«сцепления». Комбинирование элементов информации — генов — хотя и возможно, но строго ограничено системными связями. С точки зрения теории информации каждая хромосома представляет собой длинный блок связанной информации или целое закодированное сообщение со своими «логическими» связями. Интересно, что при передаче наследственной информации используется самая распространенная из применяемых в технике связи систем кодирования — составление длинных блоков из двоичных знаков. В данном случае это — блоки генов, из которых каждый имеет только одно из двух возможных значений (простые аллеломорфы; в пределах диплоидной особи, множественные аллеломорфы невозможны). Наследственная информация передается только посредством митотических клеточных делений, при которых происходит репродукция наследственного кода в виде точной копии исходного.

При клеточных делениях происходит одновременное разделение всех двойных (в результате репродукции) хромосом и их расхождение в дочерние клетки. Этот удивительно сложный механизм равнокачественной информации по продуктам последовательных клеточных делений обеспечивает полную ее надежность. Информация передается как нечто целое, без всякого перекомбинирования, от оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) до первичных половых клеток зрелого организма (в соматических клетках возможны перестройки и в особенности умножения наследственных структур, связанные с процессами дифференцировки, на чем мы здесь не останавливаемся). Точность и надежность передачи отражает изумительно тонкий механизм воспроизведения и равномерного распределения результатов многократного копирования (последовательной передачи копии с копии). Такой механизм — результат длительного совершенствования, происходившего еще на заре эволюции живых существ. Это понятно именно в связи с необходимостью безотказного функционирования регулирующего механизма. Иначе преемственность организации не была бы осуществлена, ее контроль был бы невозможен, а значит, невозможна была бы ни эволюция, ни само существование даже очень простых форм организации.

Вместе с тем наследственная информация не представляет собой чего-либо неизменяемого. Наоборот, имеется специальный механизм, ведущий к постоянным изменениям, которые (после их жизненной апробации) используются для внесения «поправок» в строение наследственного кода. Прежде всего отметим, что под влиянием случайных внешних воздействий могут возникать также объективно случайные нарушения в строении кода, которые обнаруживаются как наследственные изменения фенотипа — мутации. Такие изменения передаются через клеточные деления с такой же надежностью, как и неизмененные наследственные свойства. Обычные генные мутации представляют изменения молекулярной структуры хромосом, ограничивающиеся одним геном и только в одной из пары гомологичных хромосом. Изменение происходит лишь в малом масштабе, и это показывает, что причина, вызвавшая это изменение, действовала в молекулярном масштабе. Источники мутационных изменений довольно хорошо изучены. Поскольку хромосома состоит из химически активных субстанций, естественно предположить, что под влиянием химических агентов может произойти та или иная перестройка в молекуле ДНК. Значительные изменения приведут организм к гибели, а локальная перестройка может привести к мутации. Такие мутации уже получились. Возможно, и в естественных условиях некоторые мутации возникают под влиянием каких-либо продуктов обмена (на это указывают факты накопления мутаций при хранении семян). Обычное средство получения мутации — лучи Рентгена. Механизм их действия довольно ясен;

они вызывают ионизацию, которая является источником химических перестроек в какой-либо точке хромосомы или в ее ближайшем соседстве. Наконец, мутации могут возникать и спонтанно, т. е. без видимой причины. Зависимость спонтанного мутирования от температуры (по закону Вант-Гоффа) показывает, что его источником может быть случайная концентрация теплового движения в одной точке, которая приводит к местной химической перестройке.

Все источники мутирования в природе объективно случайны, и все они действуют в молекулярном масштабе. Случайные причины, вызывающие нарушение передачи, называются в теории информации помехами.

Генные мутации ограничиваются нарушением строения лишь одной элементарной биологической единицы информации. Однако встречаются и более крупные изменения, возникающие в результате разрыва хромосом с последующим их воссоединением. Так как разрывы могут происходить одновременно в разных хромосомах и даже в разных местах одной хромосомы, то вместо нормального воссоединения разорванной хромосомы возможен обмен частями между хромосомами (особенно часто между гомологичными хромосомами во время их конъюгации). При этом возможны различные перестановки частей (транслокации, инверсии). Многие из них оказываются столь грубыми нарушениями, что ведут организм к гибели.

Некоторые же из таких перестроек не нарушают заметно функций клеток и развивающегося из них организма или его частей и играют роль обычных мутаций.

Особое значение в эволюции имеют, по-видимому, дупликации, т. е. удвоение частей хромосомы (что сопровождается делецией, т. е. выпадением части в гомологичной хромосоме; такие дефекты гибельны). Дупликация несет удвоенное число целого ряда генов и дает тем самым возможность дифференцировки и интеграции ряда новых наследственных свойств.

Все такие изменения происходят вследствие действия случайных факторов (особенно часто под влиянием ионизирующей радиации) и относятся также к мутациям в широком смысле. Это своего рода «ошибки» в передаче информации. Их источники — объективно случайные внешние воздействия, которые мы должны назвать помехами в передаче наследственной информации. Закономерности во влиянии помех и наличие специфических средств борьбы с помехами дают нам метод для проверки всей изложенной концепции. Помехи как случайные факторы могут оказать лишь нарушающее влияние, и поэтому неудивительно, что отдельные мутации в большинстве оказываются вредными, а при их бесконтрольном накоплении ведут к дезинтеграции и распаду организации. Так как все вредные уклонения подвергаются элиминации (в процессе жизненного состязания), то в результате естественного отбора нормальных фенотипов (стабилизирующей формы отбора) происходит выработка более устойчивых механизмов передачи и преобразования наследственной информации. Это означает развитие защитных средств т. е. увеличение помехоустойчивости. С другой стороны, умеренные и малые наследственные уклонения, т. е. мутации, даже необходимы для возможности перестройки наследственного кода и эволюционного преобразования всего организма. Как примирить эти два противоположных требования — надежность наследственной передачи и индивидуальную устойчивость — с возможной мобильностью популяции и эволюционной пластичностью вида в целом? В многоклеточных организмах с половым размножением эта задача разрешена удивительным образом путем разделения их жизненного цикла на две фазы: гаплоидную с простым

набором хромосом и диплоидную с двойным набором (полученным путем объединения хромосом материнской и отцовской половых клеток). У животных гаплоидная фаза очень коротка и представлена только половыми клетками (у растений соотношения сложнее и интереснее) Фаза половых клеток и особенно период их созревания использованы для возможности возникновения новых мутаций и перекомбинирования уже существующих.

Это — чувствительный период, в течение которого наследственный код относительно менее защищен от влияния внешних факторов, т. е. от помех. Вместе с тем гаплоидный набор хромосом в половых клетках дает благоприятные условия для предварительной оценки мутаций и их комбинаций и устранения (путем естественного отбора половых клеток) слишком больших нарушений. При оплодотворении происходит восстановление диплоидного набора хромосом в новой комбинации, и из полученной таким образом зиготы развивается новая глубоко индивидуальная по своим наследственным свойствам особь. В этой главной фазе своей жизни наследственный код оказывается прекрасно защищенным от нарушающего влияния помех на передачу информации. Мутации, т. е. нарушения этой передачи, правда, возможны, но они встречаются исключительно редко, а их перекомбинирование совершенно невозможно. Помехоустойчивость механизма передачи наследственной информации оказывается очень высокой в течение всего жизненного цикла особи, начиная от образования зиготы и до первичных половых клеток включительно. Этим обеспечивается точная передача наследственной информации всем клеткам организма и возможность контроля наследственных свойств организма в течение всего жизненного пути диплоидной особи. Это происходит в сложном взаимодействии с факторами внешней среды (борьба за существование) и ведет к естественному отбору наиболее приспособленных и наиболее устойчивых особей.

Таким образом, мы видим, что разделение жизненного цикла на две фазы (гаплоидную и диплоидную) позволило удивительным образом сочетать необходимую для эволюции лабильность (в половых клетках) с необходимой для особи (и для контроля эволюционных изменений) стабильностью (в соме и в первичных половых клетках), т. е. с надежностью передачи наследственной информации.

Подобные сочетания выполнения обоих требований — лабильности в эволюции и стабильности в особи — осуществляются и в организации самого наследственного кода.

В технике надежность передачи информации обеспечивается весьма разнообразными средствами: во-первых, надлежащей организацией механизма и средств передачи и преобразования, во-вторых, изоляцией линии передачи от посторонних воздействий, в-третьих, системой самой передачи не в виде самостоятельных импульсов, а путем их определенного связывания (частотная модуляция в радиосвязи, слова речевой передачи, блоки закодированной информации), в-четвертых, повторением информации. В коде наследственной информации надежность ее передачи достигается теми же средствами борьбы с помехами (Шмальгаузен, 1958). Прежде всего, для «записи» информации использован достаточно устойчивый материал — молекулы ДНК — и введен очень надежный механизм передачи этого материала путем воспроизведения точной копии каждой хромосомы с ее индивидуализированными молекулами ДНК. Такой материал совершенно равномерно распределяется в составе одинаковых хромосом при митотическом клеточном делении. Он доставляется, таким образом, во всей полноте каждой клетке организма и в первую очередь его первичным половым клеткам.

Материал наследственного кода очень хорошо изолирован от случайных внешних воздействий защитной белковой оболочкой, положением внутри клетки с ее многочисленными регуляторными механизмами и защитными приспособлениями всего организма в целом (вспомним очень тонкую регуляцию pH крови и терморегуляцию высших позвоночных).

Наследственный код обнаруживает высокую степень организации в своем составе из элементарных химических единиц информации — звеньев молекулы ДНК и элементарных морфологических единиц — генов, которые представляют индивидуализированные комплексы химических единиц информации. Гены качественно различны и занимают определенное положение вдоль хромосомы. Хотя это, несомненно, дискретные единицы, которые могут комбинироваться (как и буквы алфавита), они фактически при обычной передаче от клетки к клетке не комбинируются. Они связаны силами «сцепления» в различные комплексы — супергены, устойчивые части хромосом, и целые хромосомы (точно так же, как буквы в письменной передаче связываются в слова, а слова — логической связью в целые предложения). Наконец, и простейшее средство повышения надежности передачи информации — ее повторение — нашло применение в организации наследственного кода (как самое простое средство оно применяется всегда на начальных этапах интеграции). В некоторых случаях ген оказывается дробимым на малые единицы со сходным значением (субгены). Очевидно, мы имеем здесь повторности некоторых единиц, которые нормально связываются очень прочно. В хромосомах нередко встречаются многочисленные сходные гены (полигены) и повторения целых участков со сходным строением. Известен и механизм возникновения таких повторных участков. Это дупликации, т. е. хромосомные перестройки, нередко наблюдающиеся в результате разрыва хромосом при созревании половых клеток. Будучи нарушениями нормальной структуры хромосом, они таят в себе широкие возможности дальнейшей дифференцировки и интеграции новых структур, которые могут получить большое значение в прогрессивной эволюции. Наконец, всеобщим выражением повторности информации является парность хромосом (в диплоидном организме), которая может вести и к дальнейшим повторностям (в полиплоидном организме). Во всех случаях повторение элементов и блоков наследственной информации не только повышает надежность информации, но и является вместе с тем очень хорошей основой прогрессивной эволюции.

Повторность информации допускает отдельные варианты каждого отдельного сообщения без нарушения всей информации в целом. Таким образом повышается лабильность наследственного кода и возможности его перестройки в процессе эволюции. Совпадение различных методов повышения надежности информации и помехоустойчивости в технике связи и в аппарате передачи наследственных свойств организма не может быть простой случайностью (такую случайность можно было бы назвать чудом). Ясно, что как техника, так и организмы, имея перед собой аналогичные задачи, шли по сходным путям прогрессивного развития. Очевидно, это — единственные возможные пути усовершенствования средств передачи некоторых сведений и их защиты от случайных помех. Во всяком случае, основные принципы организации наследственного материала путем связывания разных дискретных бинарных единиц (генов) в длинные блоки (хромосомы) и средства достижения помехоустойчивости при его передаче удовлетворяют всем требованиям теории информации. Из этого следует, что к явлениям наследственной информации применимы и общие методы оценки ее качества и количества.

КОЛИЧЕСТВО НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ В ЗИГОТЕ И В ПЕРВИЧНЫХ ПОЛОВЫХ КЛЕТКАХ ОСОБИ

Теория информации — статистическая теория, определяющая место единичного события в ряду возможных. Она предполагает [Голдман, 1957] дискретность элементов информации и возможность их комбинирования. Известно, что с помощью L различных символов при общем числе n знаков можно получить $K=L^n$ различных комбинаций. Так как при логарифмировании этого равенства логарифм числа возможных равновероятных комбинаций оказывается прямо пропорциональным числу знаков, то наиболее удобная мера количества информации — именно логарифм числа возможных комбинаций $\log K = n \log L$. Все это справедливо для случая свободного комбинирования. При ограничении свободы комбинирования количество информации уменьшается. Оно измеряется тогда суммой отрицательных логарифмов вероятности отдельных сообщений:

$$H = \log\frac{1}{p} + \log\frac{1}{p^1} + \log\frac{1}{p^2} +$$

(что при равновероятности сообщений $p=p^1=p^2=... = \frac{1}{L}$ приводит к предыдущей формуле). При 32 буквах алфавита и общем числе 75 знаков (строка машинописи) можно получить $K=32^{75}$, т. е. необозримое число комбинаций, которые могут быть использованы для такого же числа разных сообщений. В человеческой речи нет, однако, свободного комбинирования звуков, а поэтому и в письме нет свободного комбинирования букв, нет и равновероятности символов — одни звуки и буквы встречаются часто (о, е, н, т), другие — редко (ю, э, щ, ф). Буквы редко встречаются изолированно — обычно они связываются в слова. Однако и слова не комбинируются свободно — они связываются логической связью, вне которой комбинации слов не имеют смысла и не используются для обычных сообщений. Как видно, число букв алфавита собственно избыточно, Если бы не удобства фонетической передачи, то можно было бы ограничиться значительно меньшим числом символов. Это и выполнено в азбуке Морзе, применяющей лишь четыре разных знака (точка, тире, перерыв и двойной перерыв между словами).

Связи между буквами и словами ограничивают свободу комбинирования, а следовательно, уменьшают количество передаваемой информации. Вместе с тем резко увеличивается надежность информации. При свободном комбинировании букв ошибка в одной букве означала бы полное искажение всей информации. При передаче сообщений посредством фиксированных комбинаций — слов — ошибка в одной букве обычно легко распознается и не нарушает информации.

Другое очень простое средство повышения надежности информации состоит в ее повторении. В технике для повышения надежности информации применяются, кроме системных связей и повторения, также и другие средства борьбы с помехами — изоляция и усовершенствование каналов связи.

Если мы учтем возможность передачи одного и того же сообщения путем применения различного числа разных символов (например, 32 буквы алфавита или четыре знака Морзе) и соответственно различного общего числа знаков (букв или знаков Морзе), а также разного числа блоков информации (например, слов) при разных системах кодирования, то становится ясно, что количество информации ни в какой мере не зависит от числа символов или знаков (при отсутствии свободного комбинирования). Так, например, сообщение соседей, после благополучных родов, что у них родился мальчик, содержит как раз единицу информации, независимо от того, сколько звуков и слов было использовано для этого сооб-

щения. Здесь возможен был выбор только между двумя одинаково вероятными исходами (мальчик или девочка — $\log_2 {}^1/_2 = \log_2 2 = 1$). Сообщение же соседей, после состоявшихся родов, что у них родился ребенок, не содержит никакой информации, так как ничего, кроме ребенка, и не могло родиться ($-\log 1 = 0$). С другой стороны, сводка погоды при всей ее лаконичности содержит всегда очень большое количество информации, так как составляется из большого числа отдельных сообщений с очень малой вероятностью каждого из них.

Из этих примеров видно, что количество информации не зависит от числа примененных символов и знаков. Последние зависят от способа передачи, от примененного шифра и избранной системы кодирования. Они не отражают сущности, т. е. содержания сообщения. Таким образом количество информации определяется только числом новых сообщений или, иными словами, невероятностью каждого данного сообщения (отрицательным логарифмом его вероятности).

Поэтому наследственная информация должна измеряться по числу мутантных генов, а не по общему числу всех генов. Это чрезвычайно важно для популяционной генетики и при изучении эволюционных преобразований, во-первых, потому, что в этих случаях нас действительно интересует только «новое», т. е. уклонения от нормы и дальнейшая судьба уклонений, и, во-вторых, потому, что общего числа генов мы никогда не знаем, а число мутантных генов может быть учтено.

Количество наследственной информации в зиготе и клетках отдельной особи определяется чрезвычайно просто. Предположим что особь, как это бывает обычно, гомозиготна по огромному большинству генов и содержит некоторое число гетерозиготных генов *Аа*, *Вв*, *Сс*... (т. е. генов, которые в гомологичных хромосомах не идентичны; нормальный ген обозначается большой буквой, а измененный ген той же пары аллеломорфов — малой). Каждый из этих генов возможен (в отдельной диплоидной особи) лишь в двух вариантах, обозначаемых большой и малой буквами. При образовании половых клеток эти пары разойдутся и каждый из аллеломорфов войдет в состав одинакового числа половых клеток. Вероятность каждого аллеломорфа равна ${}^1/_2$. Гены — типичные бинарные знаки, и их вероятность дает при двоичном логарифмировании единицу информации ($H = -\log_2 {}^1/_2 = \log_2 2 = 1$).

Наследственная информация особи определяется поэтому просто числом гетерозиготных генов. Что же касается большинства генов, которые находятся в гомозиготном состоянии, то они (*LL*, *MM*, *NN*,...) расщепляются на идентичные единицы и никакой возможности выбора для половых клеток не дают. Каждый из этих генов имеется только в одном варианте, и поэтому его информация $H = -\log_2 1 = 0$. Все нормальные гомозиготные гены не несут никакой информации (гомозиготный мутант аа, вв,... также не несет никакой информации, так как не дает каких-либо вариантов в половых клетках. Однако в популяцию он вносит свою долю информации). Вся наследственная информация особи определяется только числом гетерозиготных генов.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИНФОРМАЦИИ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ И КОЛИЧЕСТВО ОБРАТНОЙ ИНФОРМАЦИИ В ФЕНОТИПЕ ОСОБИ

В индивидуальном развитии наследственная информация передается без каких-либо преобразований первичным половым клеткам и только при созревании половых клеток происходит перестройка, о которой мы уже говорили.

Соматические клетки, как правило, получают также всю наследственную информацию. Здесь возможны, однако, некоторые перестройки, связанные с дифференцировкой данных частей тела. Нередко наблюдается, например, эндомитоз, т. е. разделение хромосом без разделения клетки, что ведет к увеличению плоидности, т. е. числа наборов хромосом. Иногда при этом гомологичные хромосомы не расходятся, а остаются в продольной связи. Так получаются гигантские (полигенные) хромосомы клеток слюнных желез двукрылых насекомых, в которых поэтому так хорошо видна строгая последовательность структур. В соматических клетках возможно возникновение случайных мутаций и значительных перестроек всего наследственного материала (например, в опухолях). Все это не меняет того обстоятельства, что наследственный код совершенно точно передается непосредственно от зиготы через ряд клеточных делений первичным половым клеткам и через посредство вполне закономерных перестроек — половым клеткам и зиготам следующего поколения.

В этом разделе мы будем говорить, однако, не об этом, а о характерных преобразованиях, ведущих к формированию зрелого организма, т. е. отдельной особи, ведущей самостоятельную жизнь. В каком отношении находится эта особь и ее развитие к наследственному коду? Вся сумма имеющихся данных показывает, что развитие особи (ее фенотипа) при данных внешних условиях полностью определяется полученным ею наследственным материалом (ее генотипом). При развитии различных особей в одинаковых внешних условиях их индивидуальные различия определяются только различиями в строении их наследственного кода. В огромном количестве случаев уже точно известна связь между изменениями в известных признаках фенотипа и изменениями (мутациями) определенных генов. Иногда изучено и расположение этих генов в определенных хромосомах. Связь между начальным изменением и конечным результатом совершенно ясна. Однако промежуточные ступени в цепи этих изменений в большинстве еще неизвестны. Их изучение ведется с разных концов: со стороны факторов, определяющих выявление мутантных признаков в фенотипе (феногенетика), со стороны изучения закономерных зависимостей между процессами формообразования (экспериментальная эмбриология, механика развития) и со стороны биохимических основ индивидуального развития. Здесь имеется еще необозримое поле для дальнейшего научного исследования. Разрешение этих задач — дело будущего. Однако для наших целей достаточно и скромных достижений настоящего времени.

Отметим прежде всего двойственную функцию всего наследственного аппарата, который определяет, с одной стороны, точную передачу наследственной информации от зиготы к половым клеткам и, с другой стороны, развитие фенотипа особи как единственного реального носителя жизни. В основе этой двойственности лежит такая же двойственная функция молекулы ДНК, которая, с одной стороны, способна к точному самовоспроизведению (через расщепление и ресинтез недостающего партнера) и, с другой стороны, синтезирует молекулы РНК с такой же индивидуализированной структурой. Молекулы РНК, в свою очередь, определяют синтез столь же определенных белковых веществ, включая специфические энзимы, регулирующие весь клеточный обмен веществ. В случае неклеточных или простейших одноклеточных организмов таким путем и реализуется весь фенотип особи. У высших организмов процессы протекают много сложнее, однако биохимическая их основа в сущности одна и та же — самовоспроизведение молекул ДНК, детерми-

нация синтеза полимерных органических структур и регуляция через них внутриклеточного обмена веществ. Специфические продукты этого обмена оказывают не только локальное, но и дистантное влияние на другие группы клеток. Они являются в виде стимуляторов или эвокаторов, индукторов или гормонов, источниками для процессов прогрессивной дифференцировки в различных частях развивающегося организма. Результатом оказываются более или менее локализованные изменения в реакциях целых клеточных масс — в скорости их роста, в перемещениях и в специфических продуктах их дифференцировки и обмена веществ. Во многих случаях обнаруживаются явные зависимости между изменениями отдельных частей (морфогенетические корреляции — множественные и многостепенные выражения плейотропии, см. Шмальгаузен, 1946). Все это — чрезвычайно сложная цепь взаимозависимостей, которая приводит к необозримо сложной системе признаков сформированного организма. Таким образом, система признаков фенотипа — конечный результат последовательного преобразования наследственной информации. С другой стороны, эта же система признаков выступает в качестве носителя обратной информации (от особей данной популяции к биогеоценозу, включающему данную популяцию). Обратная информация записана в виде символов — «признаков» — в фенотипе особи совершенно так же, как прямая информация записана в виде символов — генов — в наследственном коде. Между этими разными символами — признаками и генами — нет ничего общего (так же, как трудно найти что-либо общее между буквами фонетического алфавита, знаками Морзе и китайскими иероглифами), но связь между ними несомненна. Связь эта — результат преобразования, т. е. перехода с одной системы кодирования на другую (как, например, при переводе с русского языка на китайский). Однако этот переход столь сложен, что мы не имеем никакого права говорить, что определенный ген вызывает развитие известного признака. Это было бы недопустимым упрощением. Хотя изменение отдельного гена иногда действительно кажется сосредоточенным в виде изменения отдельного признака, это впечатление все же обманчиво, так как всегда имеются на глаз, быть может, мало заметные, но нередко гораздо более существенные физиологические изменения, которые сказываются на жизнеспособности мутантов в разных условиях температуры, влажности, питания и т. п.

Гораздо правильнее поэтому утверждение, что изменение каждого гена влияет на все признаки и на всю организацию в целом и, с другой стороны, любой признак фенотипа зависит в конце концов от всего генотипа в целом. Таким образом, весь механизм преобразования оказывается как будто безнадежно сложным. В ходе онтогенетического преобразования играют свою роль все гены и именно весь интегрированный геном. Наследственная информация преобразуется в целом, т. е. все сообщение (точно так же, как при точном переводе на иностранный язык переводится все сообщение в целом независимо от количества содержащейся в нем информации и числа использованных символов и знаков). Если мы говорили, что гомозиготные гены не несут никакой информации, то это относится только к вопросу об учете количества информации, но не к вопросу о ее преобразовании. Несомненно, что в преобразовании гомозиготные гены несут самую ответственную функцию, определяя развитие всех основ нормальной организации. Однако они не несут в себе условий для образования новых наследственных вариантов этой организации. Между тем при рассмотрении вопросов эволюции (как и в теории информации) нас интересуют именно только но-

вые варианты. Это дает нам ключ к разрешению всего вопроса о преобразовании ценной для нас информации и вопроса об измерении количества обратной информации.

Мы можем здесь затронуть вопрос о характере обратной информации лишь в самой общей форме (Шмальгаузен, 1958; Шредингер, 1947). Обратная информация выражается в формах жизнедеятельности организма, что является характеристикой фенотипа, т. е. особи в целом (точно так же, как наследственная информация выражается в процессах внутриклеточного синтеза и регуляции обмена, т. е. в формах жизнедеятельности клетки). Количество же этой информации определяется только количеством вариантов — уклонений, несущих в себе что-либо «новое», т. е. какие-либо отличия от нормы.

Определение общего числа признаков организации невозможно и ни для чего не нужно. Определение числа возможных вариантов различных признаков для наших целей также не нужно. В передаче обратной информации через фенотипы особей, в их оценке в биогеоценозе (контроль фенотипов в их жизненном соревновании) и в естественном отборе каждая особь — единственный самостоятельный неразложимый носитель жизни. Поэтому при рассмотрении эволюционных проблем нас интересуют только варианты всей организации в целом. Вместе с тем только эти варианты и могут служить основой для оценки качества и количества обратной информации. Однако непосредственное определение количества возможных вариантов фенотипа также недостижимо без сложных феногенетических исследований.

Практически более легок путь теоретических расчетов по количеству наследственной информации на основании известных уже закономерностей преобразования. В конкретных случаях это требует, конечно, генетического анализа состава популяции (т. е. определения степени ее насыщения различными мутациями).

Мы начнем рассмотрение закономерностей преобразования с самого простого, несколько абстрактного случая чисто мозаичного развития, т. е. развития, полностью детерминированного строением зиготы, независимого от обычных уклонений во внешних факторах и не обладающего механизмом морфогенетической регуляции. В полном согласии с последним условием мы принимаем также, что все мутантные гены — полудоминантны, т. е. проявляются в гетерозиготе в своем половинном выражении (по сравнению с гомозиготой). После этого рассмотрения мы внесем поправки в отношении возможной зависимости развития от факторов внешней среды и регуляторного типа развития.

При отсутствии регуляции изменение любого гена вызывает какое-то изменение фенотипа (является ли это локализованным морфологическим изменением в одном или во многих признаках или физиологическим изменением частного или общего характера, в данном случае совершенно безразлично). Вместе с тем изменение одного гена ведет при отсутствии меняющего влияния внешних факторов только к одному изменению фенотипа. Явление так называемой плейотропии не меняет положения: на скольких бы признаках ни сказывалась мутация, она всегда означает только один вариант всего фенотипа в целом. С другой стороны, наличие полигенных систем также не меняет указанного соотношения, так как изменение каждого отдельного гена такой системы вызывает, хотя бы и очень незначительное, изменение фенотипа, т. е. опять-таки один вариант. Таким образом, число возможных вариантов фенотипа вполне однозначно определяется числом вариантов генотипа. В этом случае количество обратной информации равно количеству наследственной информации.

Мозаичное развитие, конечно, не в столь резкой форме весьма распространено среди беспозвоночных и, в частности, характерно для насекомых. О полной независимости от изменений во внешних факторах и об отсутствии всякой регуляции говорить, однако, не приходится. Попытаемся поэтому учесть изменяющее влияние внешних факторов и регуляторных систем самого организма.

При рассмотрении значения внешних факторов нам нужно разграничивать действие закономерных факторов локального или сезонного характера и влияние случайных факторов. В первом случае все особи данной популяции, находящиеся в данном месте, одинаково подвергаются действию этих факторов, и если между ними имеются различия, то они обусловлены индивидуальными различиями в норме реакции, т. е. генетическими различиями. Так как в борьбе за существование между собой сталкиваются (конкурируют) в основном именно такие бок о бок живущие особи, то решающее значение при этом имеют генетические различия. В одинаковых условиях генетически идентичные особи не дадут никаких вариантов, и поэтому внешние факторы не окажутся в роли источников информации.

Однако случайные различия во внешних факторах могут оказаться причиной случайных фенотипических различий даже между генетически идентичными особями. Фенотипические различия увеличивают разнообразие, форм, а следовательно, и количество обратной информации. Но такая информация не является в нормальных условиях среды (после того как условия, вызвавшие случайное отклонение, миновали) правильным отражением генотипа. Это будет «ложная» информация, которая должна вычитаться из общего количества информации как величина отрицательная. При дальнейшем контроле фенотипов в биогеоценозе и в процессе естественного отбора рано или поздно выявится несоответствие фенотипа данным условиям существования, и такие случайно неблагоприятно реагировавшие особи с большей вероятностью будут элиминироваться. Во всяком случае, эволюция не строится на результатах таких индивидуальных реакций на случайные колебания в факторах среды.

Как мы видим, увеличение количества информации в результате действия случайных внешних факторов — кажущееся. Это — нарушающее влияние помех, искажающее информацию, а не увеличивающее ее количество. Эволюция может идти лишь по пути развития помехоустойчивости, так как точное соответствие фенотипических различий генотипическим в определенных условиях внешней среды является обязательной предпосылкой возможности правильного контроля и отбора в биогеоценозе (Шредингер, 1947; Kalmus, 1950).

Гораздо большее значение для учета количества обратной информации имеет наличие регуляторных механизмов.

Мы поставили в числе условий нашего идеализированного случая мозаичного развития полное отсутствие регуляции. Этого никогда не бывает. Одно из наиболее ясных выражений регуляции — почти всеобщее доминирование нормы.

При полном доминировании нормы гетерозиготные мутации не имеют своего выражения и, следовательно, являются фенотипически нормальными. В данном случае количество обратной информации в таких особях падает до нуля и резко расходится количество наследственной информации. Это, однако, также идеализированный случай. Обычно действительно новые мутации бывают полудоминантными. В процессе эволюции вредные мутации становятся постепенно рецессивными.

Превращение полудоминантной мутации в рецессивную происходит в результате отбора других мутаций, подавляющих ее выражение. С дру-

гой стороны, полезные мутации становятся постепенно доминантными в результате отбора более активных аллелей или генов — модификаторов, усиливающих их выражение. Такие мутации быстро включаются в состав нормы. Мутации, фактически встречающиеся в популяции как уклонения от нормы, обычно рецессивны. Однако абсолютной рецессивности, вероятно, никогда не бывает. Учитывая наличие в популяции разных мутаций — очень редких полудоминантных и весьма частых рецессивных, мы должны прийти к выводу, что количество обратной информации в фенотипе особи во всяком случае всегда значительно ниже наследственной информации той же особи.

Такую же роль, как доминирование нормы, играют и все другие регуляторные механизмы. Благодаря существованию известного запаса в пороговом уровне нормальной реактивности тканей развивающегося организма, преодоление этого уровня требует значительной концентрации ненормальных агентов, чтобы вызвать явно выраженное уклонение. Поэтому небольшие мутации могут не получить своего выражения даже в гомозиготном состоянии. Они вызовут лишь подпороговый сдвиг, который при суммировании мутаций со сходным действием может привести при преодолении порога сразу к хорошо выраженной мутации.

Таким образом, все регуляторные механизмы формообразовательной системы организма приводят к значительному снижению количества информации в фенотипе отдельной особи. При регуляторном типе развития (а всякое развитие организма есть в значительной мере авторегуляция) количество обратной информации в фенотипе всегда значительно ниже количества наследственной информации той же особи. Это означает высокую стабильность организма и в особенности характерно для высших позвоночных животных.

Все сказанное относится, однако, только к отдельной особи. Количество информации в популяции определяется другими величинами и подчиняется иным закономерностям.

КОЛИЧЕСТВО ИНФОРМАЦИИ В ПОПУЛЯЦИИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ

Вопрос о количестве наследственной информации в популяции разрешается довольно просто (Шмальгаузен, 1958). Большинство генов гомозиготно и распределяется в качестве таковых по всем особям популяции. Эти гены не являются основой многообразия форм, они не расщепляются, не несут никакой информации и в расчет не принимаются. Мутантные гены распределяются неравномерно. Некоторые встречаются часто, другие — очень редко. Количество информации, приходящееся на долю каждого мутантного гена (*а*, *в*, *с*, *d*,...), определяется отрицательным двоичным логарифмом вероятности нахождения его в популяции:

$$h = -\log_2 p.$$

Как видно, информация, которую несет мутантный ген, наиболее велика у редких генов (в них максимум новизны или невероятности) При концентрации одного мутантного гена на 1 000 000 гамет* $h = 19{,}93$. По мере накопления одних и тех же мутаций в популяции количество инфор-

* Концентрация мутантного гена исчисляется по отношению его численности к общей численности данного гена. Поэтому концентрация, равная 1%, означает нахождение одного мутантного гена в 100 гаметах, в 100 гаплоидных особях или в 50 диплоидных особях.

мации довольно быстро падает (при увеличении концентрации одних и тех же генов в 10 раз количество информации падает на 3,32 единицы) При 1%-ной концентрации мутантного гена $h=6{,}64$. При 50% встречаемости данной мутации в популяции количество информации падает до 1 и при 100%-ном насыщении — до 0. В последнем случае новый ген вошел в состав устойчивой нормы и расщепления не дает. Конечно, такое увеличение концентрации определенного гена и уменьшение количества информации указывают на положительное его значение и всегда представляют результат интегрирующего действия естественного отбора.

При наличии в популяции известного числа разных мутантных генов количество информации по этим генам просто суммируется, и это дает очень большие информации, если гены довольно редки (при 10 мутациях с концентрацией каждого гена в 1 на 1 000 000 гамет $h = 199{,}32$). Редкость отдельных мутаций указывает на их элиминацию в процессе стабилизирующего отбора, а большое число разных мутаций — на дезорганизирующую роль мутационного процесса. Неустойчивое состояние популяции — показатель нарушения нормальных соотношений с внешней средой. Оно может быть хорошей основой для восстановления нарушенных соотношений путем накопления некоторых мутаций и их комбинаций в результате действия естественного отбора. Это всегда сопровождается снижением количества информации (в пределе, т. е. при полной гомозиготности и максимальной иммобильности популяции, до 0). Полная гомозиготность возможна, однако, только по наиболее существенным генам, лежащим в основе развития жизненно важных свойств организма. По другим генам всегда сохраняется известный уровень их встречаемости в популяции, определяющий наличие индивидуальных вариантов организации. Эти варианты являются объектом постоянного контроля в биогеоценозе и через посредство естественного отбора служат основой эволюционной пластичности данного вида организмов.

Мы видели, что при строго мозаичном развитии, т. е. при отсутствии какой-либо регуляции, количество фенотипической информации равно количеству наследственной информации. Это возможно, однако, только в гаплоидном организме, так как в диплоидности содержатся условия для увеличения многообразия форм и, следовательно, для увеличения количества информации (за счет появления редких гомозигот). Но другие регуляторные механизмы, вызывающие снижение фенотипического проявления мутаций, приводят также к уменьшению количества обратной информации в популяции.

При наличии регуляторных механизмов индивидуального формообразования количество информации в отдельных фенотипах резко сокращается. Но в популяции это сокращение незначительно. В случае неполного доминирования мутаций, когда все они обладают каким-то выражением в фенотипе, информация, которую несут гетерозиготы, равняется наследственной информации, определяемой отрицательным логарифмом вероятности нахождения соответствующего гена в популяции. Однако появляющиеся изредка гомозиготы имеют иной фенотип, несут, следовательно, иную информацию и должны учитываться отдельно. Как редкое явление, они значительно увеличивают общее количество обратной информации.

При известной концентрации гетерозиготных мутантов в популяции можно вычислить вероятное число гомозиготных мутантов по формуле Гарди — Вейнберга. Точно так же при эмпирически найденной встречаемости гомозиготных мутаций с полным выражением ее признаков можно вычислить по той же формуле степень насыщенности популяции гетерози-

готными мутантами (со сдвигом, вызываемым действием естественного отбора, можно пока не считаться).

При неполном доминировании обратная информация, вносимая данной мутацией в популяцию, определяется суммой отрицательных логарифмов концентраций (т. е. вероятности нахождения) гетерозиготной и гомозиготной мутаций. При полной рецессивности мутации вносимая ею обратная информация определяется одним только отрицательным логарифмом концентрации гомозиготной мутации (так как гетерозиготы имеют нормальный фенотип). Количество информации, вносимой разными мутациями, просто суммируется. В обоих случаях это дает значительное превышение обратной информации (по фенотипам) по сравнению с наследственной информацией по тем же генам.

Приведем некоторые примеры. При 2%-ной концентрации гетерозигот встречаемость гомозиготной мутации будет около 1 на 10 000 особей. Концентрация мутантного гена — 202 на 20 000 гамет. Количество наследственной информации (по данному гену)

$$h = -\log_2 0{,}0101 = \log_2 10\,000 - \log_2 101 = 6{,}63.$$

Количество фенотипической информации при полудоминировании

$$h_1 = -\log_2 0{,}02 - \log_2 0{,}0001 = 5{,}65 + 13{,}29 = 18{,}94.$$

Количество обратной информации при полной рецессивности

$$h_2 = -\log_2 0{,}0001 = 13{,}29.$$

Мы взяли пример исключительно высокой концентрации определенной мутации. Если взять пример более обычной концентрации — 2 гетерозиготы на 10 000 особей и соответственно 1 гомозигота на 100 000 000 особей, то количество наследственной информации по данному гену $h = \log_2 10\,000 = 13{,}29$. Количество обратной информации при неполном доминировании $h' = \log_2 10\,000 + \log_2 100\,000\,000 = 13{,}29 + 26{,}59 = 39{,}88$. При полной рецессивности та же концентрация мутации дает информацию по фенотипам $h'' = \log_2 100\,000\,000 = 26{,}59$. В обоих случаях количество обратной информации значительно выше, чем количество наследственной информации. Оно особенно велико при неполном доминировании и отражает многообразие фенотипов в этом случае.

Наследственная информация определяется по количеству гетерозиготных особей в популяции (наличие гомозигот на этом почти не отражается; в первом примере они учтены — они дают уменьшение информации на 0,01). При определении обратной информации в случае неполного доминирования учитывались как гетерозиготы, так и гомозиготы, а в случае полной рецессивности — только гомозиготы. Разница между обеими величинами равняется поэтому величине наследственной информации: $h' - h'' = h$, в последнем примере $h = 39{,}88 - 26{,}59 = 13{,}29$.

В диплоидном организме количество фенотипической информации по гетерозиготам на единицу меньше количества наследственной информации, так как первая исчисляется по концентрации гетерозиготных особей в популяции, а вторая — по концентрации мутантных генов в хромосомах или гаметах. Концентрация мутантных генов вдвое ниже, чем концентрация гетерозигот в особях популяции, так как каждая гетерозиготная особь содержит в двух гомологичных хромосомах два гена: один мутантный и один нормальный. При воспроизведении такая особь дает равное число мутантных и нормальных половых клеток.

Это подавление выражения мутаций и снижение количества информации есть результат действия стабилизирующей формы естественного

отбора, которая всегда ведет к полному доминированию нормы (рецессивности мутаций) и развитию других регуляторных механизмов, защищающих развитие нормы при наличии повреждающих влияний (помех). При сильном развитии регуляторных систем подавляется выражение небольших мутаций даже в гомозиготном состоянии, и это ведет к дальнейшему снижению количества фенотипической информации. По малым мутациям количество информации бывает ниже, так как они легко достигают более высоких концентраций.

Увеличение или уменьшение концентрации полностью рецессивных генов идет в значительной мере путем «дрейфа». Однако возможно и действие естественного отбора, который имеет точку своего приложения не на отдельных мутациях, а на интегральном их эффекте (даже в гетерозиготном состоянии), выражающемся в фенотипе целой особи.

Естественный отбор в его движущей форме ведет к включению в состав нормы новых мутаций и их комбинаций, приобретающих в данных условиях существования положительное значение. Постепенное насыщение популяции такими мутациями приводит к общему умножению количества информации как наследственной, так и обратной. Большое количество наследственной информации указывает на мобильность популяции, на ее легкую изменяемость по меньшей мере путем «дрейфа». Большое количество обратной (фенотипической) информации служит показателем больших возможностей для деятельности естественного отбора.

При отсутствии всяких регуляторных механизмов (и особенно в гаплоидном организме) элиминация всех наследственных уклонений от нормы привела бы к крайней редкости мутантов в популяции и к значительному уменьшению эволюционной пластичности (мобильности) данного вида организмов. Однако стабилизирующая форма естественного отбора, основанная на элиминации всех случайных нарушений, возникающих под влиянием внешних факторов (помех), ведет именно к развитию разнообразных регуляторных механизмов и прежде всего к доминированию нормы. Это хотя и снижает количество обратной информации, однако способствует накоплению мутаций в скрытом виде и тем самым повышает эволюционную пластичность популяции. Вместе с тем повышается устойчивость фенотипов отдельных особей (и уменьшается количество информации в особи).

Таким образом, стабилизирующая форма естественного отбора приводит на разных уровнях организации живых систем, а именно на популяционном уровне и на уровне организации отдельной особи, к двум противоположным результатам: с одной стороны, к значительной мобильности, т. е. эволюционной пластичности популяции, и, с другой стороны, к максимальной устойчивости отдельных особей.

При известной концентрации мутантных генов в популяции нетрудно вычислить среднюю информацию на один ген и на наследственный код одной особи. Средняя информация на один символ определяется формулой $H_i = -p_i \log p_i$. Средняя информация целого сообщения $H = -\Sigma\, p_i \log p_i$, где p_i есть вероятность каждого элементарного сообщения (символа). Вероятность отдельного гена в популяции определяется его концентрацией. При концентрации известного гена 1 на 1 000 000 гамет $H_i = 0{,}000001 \log_2 \quad 0{,}000001 = 0{,}00002$. При концентрации 1 на 10 000 гамет $H_i = 0{,}0013$. При концентрации, равной 1%, $H_i = 0{,}0664$, при — 10% $H_i = 0{,}332$, при — 50% $H_i = 0{,}5$, при — 70% $H_i = 0{,}357$, при — 90% $H_i = 0{,}135$ и при — 100% $H_i = 0$. Как видно, значение средней информации на ген достигает максимума (0,5) при его концентрации, равной 50% общего числа гамет. При повышении концентрации до 100% количество средней информации на ген падает до 0.

Однако и при понижении концентрации гена количество средней информации на ген падает в пределе до 0.

По всему наследственному коду средняя информация дается суммированием средних информаций по отдельным генам $H = -\Sigma p_i \log p_i$. Разумеется, эта сумма будет максимальной при максимальной величине по всем генам.

Средняя информация на сообщение представляет энтропию этого сообщения. Таким образом, энтропия наследственного кода особи достигает максимума, когда все гены находятся в гетерозиготном состоянии (концентрация каждого мутантного гена равна 50%). В этом случае неопределенность индивидуальной структуры наследственного кода достигает наибольшей величины (по любому гену каждый аллеломорф одинаково вероятен), имеется полная свобода выбора и комбинирования. Вместе с тем имеются наиболее благоприятные условия для эффективного действия естественного отбора. Энтропия наследственного кода достигает минимума, когда все гены в особях всей популяции гомозиготны ($H = 0$) или по меньшей мере если мутантные гены очень редки. Это всегда есть результат действия естественного отбора.

На основании закономерностей преобразования информации во время индивидуального развития можно от количества средней информации на наследственный код особи перейти и к количеству средней информации в фенотипе отдельной особи.

Количество средней информации на фенотип особи подчиняется, очевидно, той же закономерности, как и количество средней наследственной информации, т. е. ее максимум совпадает с максимальной гетерозиготностью особей, когда все варианты фенотипа становятся одинаково вероятными. Количество средней информации на особь, а следовательно, и энтропия фенотипа падает, когда концентрация некоторых вариантов поднимается выше 50%, т. е. они начинают входить в состав нормы. Это — результат действия движущей формы естественного отбора, которая меняет генотип и фенотип нормы. С другой стороны, количество средней информации и энтропия фенотипа снижаются также, когда вероятность некоторых вариантов падает ниже 50%, т. е. они становятся более редкими. Это — результат действия стабилизирующей формы отбора, которая ведет к большей устойчивости данной нормы. Обе формы естественного отбора приводят, следовательно, к уменьшению количества средней информации на особь и к снижению количества энтропии в ее фенотипе.

Расхождение в количестве средней информации в наследственном коде и в фенотипе особи начинается с развитием регуляторных механизмов, снижающих выражение наследственных изменений в фенотипах. При полном доминировании нормы, когда рецессивные мутации не имеют своего выражения, максимум средней информации (и максимум энтропии) лежит на более высоком уровне концентрации мутантных генов, именно на уровне 50% выраженных вариантов, т. е. гомозиготных мутаций. Это соответствует приблизительно 71% концентрации мутантного гена в гаметах. В этом случае имеется максимум свободы выбора вариантов фенотипов и наибольшая возможность эффективного действия естественного отбора.

Из всех приведенных методов учета количества информации наибольший теоретический интерес представляет определение количества средней наследственной информации на особь. Вместе с тем именно эта величина практически наиболее доступна для точного учета.

Индивидуальная характеристика особи в виде количества ее наследственной информации не имеет общего интереса, так как всегда

случайна и может сильно уклоняться от средней нормы, а величина информации во всей популяции слишком сильно зависит от различных редких мутаций, которые иногда не могут быть учтены. Между тем величины средней наследственной информации и энтропии наследственного кода, взятые с отрицательным знаком, с одной сторны, характеризуют степень организованности и устойчивости особи и, с другой стороны, как средние величины отражают и состояние всей популяции в целом.

Количество средней информации на особь зависит в основном от концентрации обычных мутаций, которые имеют наибольшее значение в генетической динамике популяции и вместе с тем учитываются с наибольшей легкостью. Очень редкие мутации оказывают на эту величину весьма незначительное влияние.

ЭВОЛЮЦИЯ НАСЛЕДСТВЕННОГО КОДА, ФЕНОТИПА ОСОБИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

Мутабильность, т. е. процесс возникновения новых мутаций, ведет к увеличению количества как наследственной, так и обратной информации. Это является показателем дезорганизации данной системы, т. е. наследственного кода, фенотипа особи и как генетической, так и фенотипической структуры всей популяции.

Движущая форма естественного отбора вызывает обратный эффект. Она ведет к накоплению лишь некоторых мутаций и к включению в состав нормального фенотипа таких изменений, которые в условиях данного биогеоценоза получили благоприятную оценку. Тем самым естественный отбор приводит также к насыщению популяции некоторыми гетерозиготными и гомозиготными наследственными изменениями. Строение наследственного кода при этом усложняется, а количество наследственной информации (по мере отбора, т. е. накопления положительных уклонений) как в особи, так и в популяции снижается. В новых условиях данного биогеоценоза положение особей и всей популяции в целом становится более устойчивым.

Стабилизирующая форма естественного отбора ведет к совершенно иным результатам как в преобразовании наследственного кода, так и в организации фенотипа отдельной особи и всей популяции в целом. Прежде всего, жесткая элиминация наследственных уклонений от нормы делает их более редкими. Это означает нормализацию популяции, в которой, однако, количество как наследственной, так и фенотипической информации увеличивается (за счет редкости уклонений от нормы). Кроме того, через элиминацию всех случайных уклонений, т. е. в результате отбора в пользу большей устойчивости нормы против всех влияний, нарушающих передачу и преобразование наследственной информации, возникают разные защитные механизмы, увеличивающие помехоустойчивость наследственного кода.

Основные средства защиты от помех сводятся к установлению повторностей в строении (полигены, повторения участков хромосом) как в отдельных хромосомах (гетероплоидия), так и в особенности в целых наборах их (диплоидия и иногда полиплоидия); к упорядочению системных связей, регулируемых силами «сцепления» внутри хромосом; к установлению максимально точного механизма митотического давления клетки; к защите наследственного кода от случайных помех его положением в ядре клетки и организацией регуляторных систем клетки и всего организма. Борьба с помехами означает упорядочение всей системы передачи наследственной информации и общее увеличение ее надежности.

Стабилизирующая форма естественного отбора ведет также к установлению более надежного механизма преобразования информации в индивидуальном развитии. Точность преобразования наследственной информации приводит в обычных условиях развития к полному равенству количества наследственной и фенотипической информации в отдельной особи.

Через развитие регулирующих механизмов стабилизирующая форма естественного отбора ведет к защите нормального формообразования от нарушающего влияния случайных изменений во внешних факторах. Это означает автономизацию индивидуального развития и стабилизацию фенотипа особи. Особь приобретает максимальную устойчивость, и ее фенотип в этом случае — наиболее надежный выразитель наследственной информации.

Высокое развитие регуляторных механизмов, обеспечивающее прежде всего доминирование нормы, допускает, однако, более свободное накопление разнообразных мутаций по меньшей мере в гетерозиготном состоянии. Это вызывает прежде всего увеличение количества наследственной информации в отдельных особях. Количество обратной информации, конечно, также увеличивается, но чем выше развитие регуляторных систем, тем больше расхождение между количеством наследственной информации и обратной информации в отдельных особях. В результате развития защитных механизмов, подавляющих проявление неблагоприятных наследственных изменений (мутаций), количество обратной информации в фенотипах всегда значительно ниже количества наследственной информации, и это указывает на высокую степень устойчивости особи.

В популяции элиминирующее влияние отбора в пользу нормы приводит прежде всего к тому, что мутации становятся редкими, а следовательно, количество как наследственной, так и обратной информации не уменьшается (как при положительном отборе), а увеличивается. В диплоидном организме каждая мутация может получить два выражения соответственно гомозиготе и гетерозиготе. Это означает увеличение многообразия фенотипов и увеличение количества информации.

В гетерозиготе, вследствие наличия нормального аллеломорфа, мутация не имеет полного выражения. Поэтому редкие гомозиготы представляют собой носителей нового фенотипа, и это резко повышает количество обратной информации в популяции. Количество фенотипической информации тогда значительно превышает количество наследственной.

Однако при полной рецессивности мутаций, что является непосредственным результатом деятельности стабилизирующего отбора, количество обратной информации несколько снижается за счет включения фенотипа гетерозиготных особей в состав нормального фенотипа. При дальнейшем повышении порогового уровня нормальной реактивности тканей, т. е. еще более совершенной регуляции, небольшие гомозиготные мутации могут не получать своего выражения, и тогда количество обратной информации еще снизится. Наконец, высокое развитие регуляции способствует и накоплению многих одинаковых мутаций в популяции, что приводит к уменьшению наследственной информации. В обоих случаях это означает увеличение эволюционной пластичности популяции (вида).

Таким образом, стабилизирующая форма естественного отбора ведет к максимальной устойчивости особи (при очень небольшом количестве обратной информации, которая поэтому в фенотипе всегда значительно ниже наследственной) и вместе с тем к максимальной пластичности (мобильности) популяции и вида в целом (причем в популяции

количество наследственной информации может и не возрастать, а количество обратной информации поддерживается в диплоидном организме на уровне, превышающем количество наследственной информации).

Устойчивость означает упорядоченность системы. Таким образом, стабилизирующая форма естественного отбора ведет к упорядоченности в строении наследственного кода и к упорядоченности в строении всего организма в целом. С другой стороны, тот же стабилизирующий отбор поддерживает высокий уровень многообразия в структуре всей популяции.

Количество средней информации, как мера многообразия, свободы выбора, т. е. неопределенности и беспорядка, является вместе с тем и мерой энтропии. Э. Шредингер указывал, что в живых организмах энтропия поддерживается на низком уровне, и полагал, что это достигается использованием источников полезной энергии окружающей среды (химической энергии органических веществ животными и световой энергии растениями). Если это может служить объяснением возможности поддержания энтропии на низком уровне при жизни организма — особи, то это все же не объясняет нам происхождения самой организованности, т. е. очевидного снижения энтропии в процессе эволюции живых существ.

Если рассматривать второй закон термодинамики в его статистической интерпретации, то энтропия служит количественной мерой атомной, молекулярной или любой другой неупорядоченности, к которой стремится всякая изолированная система. Количество информации измеряется логарифмом возможного многообразия. Этой же величиной измеряется и энтропия. Она также выражает возможное многообразие. Энтропия, как и количество информации,— показатель свободы выбора, т. е. мера неопределенности, неорганизованности и беспорядка. Вместо термина «количество информации» поэтому нередко употребляется термин «энтропия информации». Вместо «количества информации» мы можем прямо поставить «уровень энтропии», добавив лишь для перехода коэффициент пропорциональности. Таким образом, можно говорить об энтропии наследственного кода (как носителя прямой информации) и об энтропии фенотипа (как носителя обратной информации).

Процесс мутирования нарушает организованность живых систем, он вносит беспорядок, дезорганизацию. Степень этой дезорганизации и учитывается путем измерения количества информации, или уровня энтропии. Несомненно, что естественный закономерный процесс мутирования как дезорганизирующий фактор увеличивает энтропию организмов. Точно так же влияют и все случайные внешние факторы, которые мы обозначали как помехи. Дезорганизирующему влиянию мутирования противодействует, однако, естественный отбор, не допускающий накопления большого количества разных мутаций в популяции или, во всяком случае, снижающий его отрицательное влияние на жизненную устойчивость отдельных особей.

Мутации, вредное влияние которых отражается на жизнеспособности особи даже в гетерозиготном состоянии, т. е. полудоминантные мутации, усиленно элиминируются и поэтому всегда остаются весьма редкими. Огромное большинство особей оказывается по фенотипам вполне нормальными и устойчивыми. Количество информации в них невелико. Но само наличие именно редких мутаций поддерживает количество наследственной (и обратной) информации в них на высоком уровне (особенно при большом их многообразии).

Вместе с тем малые мутации с незначительным выражением могут свободно накапливаться. Поскольку их концентрация не является объ-

ектом непосредственного контроля, она подвергается случайным изменениям, особенно при колебаниях численности популяций в пространстве и во времени (генетико-автоматические процессы, или «дрейф»).

Повторно встречающиеся мутации с заметным выражением при постоянном комбинировании их с другими мутациями постепенно теряют свое выражение вследствие элиминации особей с более значительным выражением неблагоприятных особенностей данной мутации. Таким образом, стабилизирующая форма отбора приводит к рецессивности мутаций, т. е. к полному доминированию нормального фенотипа (эволюция доминантности по Фишеру, Холдену и Райту).

Так как большинство мутаций обладает более или менее ярко выраженным плейотропным действием, то возможен положительный отбор таких мутаций при условии подавления их вредных выражений. При полной рецессивности происходит, однако, свободное накопление разных, даже очень вредных, мутаций в скрытом виде. Количество наследственной информации в особях и в популяции при этом может увеличиваться. Однако количество фенотипической информации в популяции хотя и снижается, но остается все же на более высоком уровне по сравнению с наследственной информацией. Это объясняется тем, что, кроме гетерозиготных мутаций, появляются редкие гомозиготы с отличающимся от нормы фенотипом, которые поддерживают количество информации на высоком уровне. Интенсивная элиминация гомозигот препятствует дальнейшему накоплению таких мутаций.

Таким образом, причиной многообразия форм в популяции является, конечно, процесс мутирования. Стабилизирующая форма естественного отбора препятствует накоплению одинаковых мутаций, переводит наследственное многообразие особей в скрытое состояние и всегда поддерживает количество наследственной информации в популяции на довольно высоком уровне. На еще более высоком уровне поддерживается и количество обратной информации в фенотипах популяции. Следовательно, энтропия популяции остается высокой. Популяция — мало организованная биологическая система, и этот низкий уровень организации, т. е. некоторый беспорядок и неопределенность, поддерживается действием стабилизирующего отбора. Этим самым поддерживается высокая эволюционная пластичность популяции и вида в целом. В случае изменения соотношений между популяцией (видом) и внешней средой (биогеоценозом) нормальные особи теряют свою приспособленность. Стабилизирующий отбор в известных отношениях (по признакам, утратившим свое значение) прекращается, и это ведет к увеличению числа разнообразных мутаций. Резко увеличивается количество информации в отдельных особях, организация расшатывается. Однако некоторые мутации и их комбинации могут получить в новых условиях среды положительную оценку. Это ведет к свободному их накоплению под руководящим влиянием движущей формы естественного отбора.

Накопление одних и тех же мутаций означает снижение количества как наследственной, так и обратной информации в популяции. По мере включения таких мутаций в состав нормы, т. е. перехода их в гомозиготное состояние, резко снижается количество наследственной информации в особях и обратной информации в их фенотипах. При установлении новой нормы вновь повышается значение стабилизирующей формы естественного отбора, которая ведет к дальнейшему снижению количества наследственной и обратной информации в отдельных особях (за счет развития регуляторных систем), однако поддерживает количество наследственной и особенно обратной информации во всей популяции на относительно высоком уровне.

Стабилизирующая форма естественного отбора ведет через развитие регуляторных механизмов (включая доминирование нормы) к высокой устойчивости как наследственного кода, так и всей особи (фенотипа) в целом. Но наличие тех же механизмов способствует накоплению разных мутаций в гетерозиготном состоянии. В случае переоценки значения мутаций при изменении соотношений с внешней средой в распоряжении движущей формы естественного отбора сразу окажутся относительно высокие концентрации необходимых уклонений. Это обеспечивает возможность достаточно высоких темпов эволюции.

Таким образом, стабилизирующая форма отбора ведет собственно к двум разным, но одинаково важным результатам: к максимальной устойчивости особи и возможной мобильности, т. е. эволюционной пластичности популяции. Эти два результата коренятся в двух принципиально различных методах повышения помехоустойчивости наследственного кода и фенотипа особи в целом. Таковыми будут:

1. Системная организация наследственного кода из генов, связанных силами сцепления в целостных хромосомах, и механизм митоза с его точным распределением материала по дочерним клеткам. Организация автономно-«мозаичного» механизма индивидуального развития.

2. Повторности в организации наследственного кода — повторение одинаковых генов (полигены), одинаковых участков хромосом и особенно диплоидия (а иногда также и полиплоидия).

Второе средство повышения надежности информации, допускающее уже известную изменчивость без нарушения нормальных функций особи, привело в условиях межгруппового состязания в темпах эволюции к созданию дальнейших механизмов, обеспечивающих мобильность популяции. Диплоидность допускала возможность нарушения системных связей наследственного кода путем разрыва сцепления и организованность этих разрывов в мейозе (перекрест). Она же привела к обеспечению комбинирования в половом процессе. Вместе с тем диплоидность дала возможность накопления мутаций в гетерозиготах и послужила основой для развития регуляторных механизмов клетки (начиная с простого доминирования нормы). На этой же базе развился и автономно-регуляторный тип развития организма.

Э. Шредингер указывал на низкий уровень энтропии в живых организмах. Он предполагал, что в жизни особи низкий уровень энтропии поддерживается внешними источниками ценной энергии. Другими словами, низкий уровень энтропии живых существ достигается за счет его значительного повышения в окружающей среде.

Каким образом, однако, создались такие изумительные механизмы преобразования энергии, которые используют только ценные формы энергии и выбрасывают обесцененную энергию во внешнюю среду? И каким образом эти механизмы совершенствуются — переходят на высший уровень упорядоченной организации, т. е. снижают уровень своей энтропии по мере своей прогрессивной эволюции? Это совершенствование живых систем происходит, несомненно, в результате естественного отбора.

Более активные особи, лучше использующие ресурсы внешней среды для роста, жизни и размножения, вытесняют в процессе смены поколений менее активных особей. Более устойчивые особи, т. е. лучше противостоящие различным вредным влияниям, также вытесняют путем преимущественного размножения менее устойчивых особей. В обоих случаях более упорядоченные формы организации с более низким уровнем энтропии вытесняют менее упорядоченные формы организации с более высоким уровнем энтропии.

Естественный отбор более устойчивых форм организации, т. е. стабилизирующий отбор, приводит к усложнению регуляторных систем. Регуляторные механизмы ведут, как мы видели, к увеличению устойчивости, т. е. падению энтропии особей.

Те же регуляторные механизмы (уже простое доминирование нормы) допускают накопление обезвреженных мутаций в скрытом виде, и мы видели, что в этом случае количество обратной информации снижается и в популяции в целом. Дальнейшее развитие регуляторных механизмов, при котором подавляется неблагоприятное выражение малых мутаций даже в гомозиготе, приводит к дальнейшему снижению обратной информации. Это означает увеличение организованности и устойчивости популяции (т. е. падение энтропии) при данных условиях существования, при сохранении высокой степени ее эволюционной пластичности. Популяция в этом случае насыщается гетерозиготами, а также многими малыми мутациями, которые свободно комбинируются. Мобильность популяции максимальна, и каждая особь по своей наследственной информации глубоко индивидуальна, хотя фенотипически и не выходит за пределы нормы.

Так как все особи такой популяции гетерозиготны по большому количеству генов, то стабилизирующая форма естественного отбора приводит к стабилизации именно таких гетерозиготных особей. Большинство этих гетерозигот является носителями плейотропных генов, благоприятные выражения которых послужили материалом положительного отбора и потому полностью проявляются, а неблагоприятные в гетерозиготе подавлены.

Стабилизирующая форма естественного отбора приводит, следовательно, через развитие регуляции к повышению устойчивости и не только особей, но отчасти и популяции в целом. Тогда можно говорить не только о саморегуляции в развитии особи (индивидуальный гомеостазис), но и о саморегуляции в строении популяции (популяционный или генетический гомеостазис). Появление гомозиготных форм означает поэтому не только проявление неблагоприятных выражений отдельных мутаций, но и нарушение всей генетической системы, которая приобрела свою устойчивось именно путем комбинирования многих гетерозигот.

Таким образом, как мобильность популяции, так и устойчивость ее особей поддерживаются стабилизирующей формой естественного отбора при значительной и стабильной гетерозиготности и их генетической структуры. Не только отдельные особи, но и популяция (и вид в целом) приобретают некоторую организованность. Возникают даже регуляторные механизмы, поддерживающие устойчивость состава популяции при данных условиях существования. В эволюции форм организации популяций и видов в целом значительную роль играют, однако, межгрупповое соревнование и групповой отбор, которые в данной статье не рассматриваются.

ЭВОЛЮЦИЯ И КИБЕРНЕТИКА

(Перевод с англ. Р. Л. Берг)

Все живые системы — организмы, популяции, виды, биоценозы — обладают известной способностью к авторегуляции своей структуры, или гомеостазисом. Они меняются при изменении среды и не меняют свою структуру при сохранении в неизменном виде своих взаимоотношений со средой. Изменение живых систем в процессе эволюции также носит ярко выраженный регуляторный характер, причем изменение взаимоотношений данного вида организмов со средой выступает как «приспособление».

Регуляторный характер как индивидуальных, так и исторических изменений организации живых систем позволяет подойти к эволюции с кибернетической точки зрения (Wiener, 1948).

Рассматривая процесс эволюции с точки зрения общей теории авторегулирования или кибернетики, мы придерживаемся теории эволюции в том виде, в каком она была сформулирована Дарвином.

Элементарным управляемым объектом эволюционных преобразований является популяция. Управляющая информация исходит из среды. Средой по отношению к данной популяции является биогеоценоз, включающий популяцию как свою часть. Механизм передачи прямой управляющей информации — это воспроизведение апробированных особей. Эта информация подвергается перекодировке в процессе формирования фенотипов представителей популяции. Управление с помощью информации, подаваемой по каналу обратной связи, о реальном состоянии популяции передается биогеоценозу посредством жизнедеятельности особей. Здесь в биогеоценозе происходит преобразование обратной информации. Специфика преобразования определяется структурой популяции и достигается с помощью естественного отбора. Прямая информация о результатах преобразования передается через аппарат наследственной передачи от родителей новому поколению. Такова общая схема элементарного цикла эволюционных преобразований (Шмальгаузен, 1958а, б, в; 1959).

Анализ эволюционного процесса с новой точки зрения позволяет расчленить цикл эволюционных преобразований на отдельные звенья и вычленить главные факторы эволюции, оперирующие на разных этапах замкнутого цикла. Кроме того, открывается возможность применить теорию информации к количественной оценке биологических явлений.

МЕХАНИЗМ ПЕРЕДАЧИ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

Механизм наследственности был изучен задолго до того, как была сформулирована теория информации. Однако общую организацию наследственного аппарата удалось полностью разъяснить лишь после вне-

дрения новых понятий (Shannon and Wiener, 1949). Передача наследственной информации происходит только в процессе деления клетки. Все самовоспроизводящиеся элементы клетки, как ядерные, так и цитоплазматические, принимают участие в передаче. Однако существование исключительно точного механизма воспроизведения, отталкивания и распределения хромосом строго поровну в дочерние клетки при митозе с несомненностью указывает на первостепенную роль именно хромосомного аппарата в передаче наследственной информации. Структура хромосом, к которой Шредингер впервые применил понятие кода (Schrödinger, 1945), была тщательно изучена на дрозофилле сперва генетически, а затем и цитологически. Однако решающее значение для применения теории информации к передаче наследственной информации имело изучение химической природы ДНК, т. е. той главной субстанции, из которой состоят хромосомы (Watson and Crick, 1953). Хотя исследования в этой области далеко не закончены, уже того, что известно в настоящее время, достаточно, чтобы осознать значение этого открытия для современной биологии.

Молекула ДНК согласно этой концепции представляет собой сдвоенную цепь нуклеотидов, соединенных слабыми водородными связями. Такая структура допускает продольное расщепление целой молекулы с последующей достройкой недостающей части каждой цепи. Это расщепление и достройка лежат в основе биологического процесса самовоспроизведения и одновременно составляют самую суть передачи наследственной информации. Каждый нуклеотид состоит из сахара (рибозы) и фосфата. Отличаются нуклеотиды друг от друга по основаниям. Нуклеотид содержит либо один из двух пуринов (аденин или гуанин), либо один из двух пиримидинов (тимин или цитозин), причем при сдваивании нуклеотидов в процессе образования двойной цепи аденин соединяется только с тимином, а гуанин — с цитозином. Эти пары повторяются по длине всей молекулы в двух позициях так, что каждое звено цепи может быть только одним из четырех следующих звеньев: АТ, ГЦ, ТА, ЦГ Это допускает использование химической структуры наподобие азбуки Морзе, которая тоже строится на четырех знаках (точка, тире, промежуток, двойной промежуток). Возможность иметь на месте каждого из нескольких тысяч звеньев в цепи ДНК любой из четырех знаков приводит к образованию практически бесконечного числа отдельных комбинаций. В действительности как при использовании телеграфного кода, так и при построении кода наследственной информации используется лишь небольшое число возможных комбинаций. В обоих случаях информация передается с помощью сигналов, соединенных в определенные блоки. При телеграфных сообщениях это буквы и числа, передаваемые с помощью последовательной серии электрических импульсов. В языке звуковые или начертанные знаки объединяются в еще более крупные блоки — в слова. И, наконец, слова соединяются по определенным правилам в предложения, которые не допускают никаких случайных перестановок без искажения смысла сообщения. Это соединение элементарных знаков способствует значительному повышению надежности и точности всего сообщения.

Пары оснований (АТ, ГЦ, ТА, ЦГ) — это элементарные знаки наследственной информации. Являясь единицами химической информации, они входят в состав нуклеотидов, которые соединены в блоки, называемые генами. Гены и служат единицами биологической информации. Их можно сравнить с буквами или даже словами. В некоторых случаях доказана сложность строения гена. Обычно ген передается как неделимая единица. Гены могут комбинироваться друг с другом наподобие слов.

но нередко образование новых комбинаций, точно так же как в языке, нарушает смысл сообщения и ведет к смерти. Поскольку точная передача наследственной информации из поколения в поколение лежит в основе самовоспроизведения, она защищена дальнейшими внутрисистемными связями. Это значит, что гены, представляя собою блоки информации, сами соединены в более крупные блоки — супергены (полигенные блоки) и в конечном счете в хромосомы. Хромосомы воспроизводят себя и обычно передаются от клетки к клетке и от одного поколения к другому без нарушения порядка тех элементов кода наследственной информации, из которых они состоят.

Наконец, весь набор хромосом передается как единое целое с помощью митотического аппарата деления клетки. С точки зрения теории информации набор хромосом представляет собой сложное сообщение, состоящее из многих знаков, соединенных в длинные блоки.

Любая передача информации может быть нарушена. Как и в других случаях, помехи в передаче наследственной информации исходят главным образом из среды. Наследственные изменения, или мутации,— результат таких помех или шума. Источники возникновения наследственных изменений хорошо известны. Ионизирующие излучения, некоторые химические агенты и температурные шоки широко применяются для искусственного получения мутаций. В природе мутации возникают и без участия таких резких воздействий. Можно предполагать, что мутации в этом случае возникают так же, как в эксперименте, под влиянием внешних факторов. Во всяком случае, воздействия среды мало специфичны и вызывают элементарные изменения в различных точках хромосом, причем меняется одна или немногие элементарные единицы в пределах одного гена. Это значит, что действие внешнего фактора проявлятся сперва на молекулярном уровне и точка приложения его действия случайна.

Хотя без наследственных изменений нет эволюции, известная устойчивость организации и возможность точно воспроизвести ее в потомстве имеют большое значение. Так, жизнеспособность популяции зависит, прежде всего, от стабильности организации, так как большинство мутаций вредны. Далее, устойчивость организации позволяет противостоять многим воздействиям в процессе смены условий существования во времени и в пространстве, в течение жизни данной особи и в процессе смены поколений. Испытание на устойчивость лежит в основе естественного отбора в «борьбе за существование», а тем самым и в основе прогрессивной эволюции.

Таким образом, точность передачи наследственной информации имеет большое значение не только для жизни популяции, но обеспечивает саму возможность эволюции, и мы видим, что в процессе эволюции выработались средства, обеспечивающие надежность передачи и защищающие процесс передачи от возможных помех. Усовершенствовался сам процесс передачи наследственной информации в целом, включая механизм самовоспроизведения хромосом и деления клетки. Выработались защитные средства против случайных внешних помех. Необходимо подчеркнуть, что живая природа использовала при этом те же средства, которые применяются в технике для устранения шумов. Среди этих средств, прежде всего, следует указать на установление закономерных связей между единицами кода, объединяющих отдельные сигналы в блоки. Длинные блоки двоичных знаков представляют собой наиболее рациональную систему кодирования. В длинной молекуле ДНК двоичная система представлена двумя парами оснований.

Хромосомы представляют собой очень длинные блоки. Каждый ген диплоидного организма может существовать только в одном из двух

возможных состояний. В повседневной практике и в особенности в радиовещании в качестве обычного средства повышения надежности передачи информации применяется повторение всего сообщения в целом или его наиболее существенной части. Этот метод используется и в передаче наследственной информации. Хорошо известны сходные по своему действию гены (полигены) и удвоения целых сегментов хромосом (дупликации). Изменение одного гена в такой полигенной системе может и не привести к существенным изменениям в наследственной информации, а тем самым и в структуре организма как целого. Диплоидия, т. е. повторение всего кода наследственной информации, является почти всеобщим средством защиты против нарушающего действия шума. Понятно, что помехоустойчивость полиплоидов, обитающих преимущественно в суровых условиях Арктики, в горах и в резко континентальном климате, еще выше, чем у диплоидов. Наконец, простая изоляция от помех со стороны внешних факторов имеет большое значение в передаче наследственной информации точно так же, как в технике. Нуклеиновая часть кода наследственности хорошо изолирована протеиновым чехлом хромосом, ядерной оболочкой и регулирующими механизмами клетки и организма как целого. В силу этой изоляции внешние агенты лишены какой бы то ни было возможности оказать непосредственное и специфическое действие на наследственный код. Их влияние ограничивается многократно преломленным действием, что и находит свое выражение в дискретных мутационных изменениях.

КОЛИЧЕСТВО НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

Количество информации измеряется числом возможных вариантов сообщения, т. е. количеством возможных комбинаций из заданного количества знаков (Голдман, 1957). Теоретически возможное число комбинаций (k) возрастает экспоненциально в зависимости от общего числа используемых знаков (n). В экспоненциальной форме уравнение имеет вид $k=L^n$, т. е. логарифм числа возможных комбинаций пропорционален числу используемых знаков. Следовательно, наиболее удобная мера количества информации — логарифм числа единиц информации или числа знаков $\log k=n\log L$. Ввиду того, что эта величина зависит от числа использованных знаков, т. е. от величины сообщения, в теории информации обычно пользуются другой величиной — количеством средней информации, приходящейся на знак, $H=\log L$, где L — число символов, т. е. число типов знаков, употребляемых с одинаковой частотой, или в более общей форме величина, обратная частоте отдельного символа. Это справедливо для специального случая, когда комбинации случайны и, следовательно, равновероятны. В действительности комбинации не случайны ни в языке, ни при передаче наследственной информации. Хотя сцепление генов в коде наследственной информации и не исключает возможности рекомбинаций, оно представляет собой известное ограничение возникновения комбинаций, и притом различное для разных знаков (генов).

В таком случае количество информации, вносимое знаками, число которых равно n (например, генов, вносимых одной гаметой), измеряется суммой отрицательных логарифмов вероятностей каждого из вариантов $I=-\Sigma\log p_i$. При равных вероятностях разных символов (например, при независимости разных локусов гаметы) эта формула сведется к предыдущей формуле $n\log L$. Количество средней информации, приходящейся на один знак, выражается формулой: $H=-\Sigma p_i\log p_i$.

Следует еще раз подчеркнуть, что измеряя количество информации, мы рассматриваем только действительно реализованные варианты (мутантные гены). Во внимание принимаются только имеющиеся в наличии наследственные уклонения. Это важно, так как все разнообразие вариантов не реализуется практически никогда. Мы никогда не можем учесть многообразия по всем единицам наследственной информации, или генам, и не знаем их общего числа. Поэтому количество наследственной информации данной гаметы оценивается на фоне всех остальных гамет, продуцируемых данной особью. Расщепление идет только по гетерозиготным генам, причем в норме оба варианта гамет равновероятны. Количество информации, приходящееся на один локус в гамете особи гетерозиготной по этому локусу, равно $\log_2 2=1$, а все количество информации равняется количеству гетерозиготных генов родителя. Для наших целей, однако, гораздо большее значение имеет оценка количества информации в популяции, и в том случае, когда генетическое разнообразие популяции известно, такая оценка может быть дана. В тех случаях, когда имеется ограничение числа комбинаций мутантных аллелей, как это и бывает в действительности в результате сцепления и отбора комбинаций взаимодействующих аллелей, применима та же формула $I=-\Sigma \log p_i$, но p_i следует в этом случае интерпретировать как встречаемость данного гена в популяции, а сумма относится теперь к общему числу генов в популяции.

Средняя информация на ген $H=-\Sigma p_i \log p_i$ представляет собой, однако, более удобную меру, так как ее значение зависит от встречаемости нередких и частых генов, а встречаемость как раз этих генов может быть установлена с достаточной достоверностью. Количество средней информации на ген служит существенной характеристикой генетического разнообразия в популяции и мерой энтропии распределения вариантов.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

С точки зрения теории информации индивидуальное развитие представляет собой перекодировку наследственной информации, передаваемой с помощью клеточных делений по каналу прямой связи на уровне молекулярной организации ДНК в фенотипическую информацию, передаваемую по каналу обратной связи уже на уровне целых особей. Код наследственной информации выполняет при этом двойную функцию. С одной стороны, он воспроизводит и передает информацию дочерним клеткам, с другой стороны, играет первостепенную роль в самом процессе преобразования информации. Код наследственной информации определяет отчасти прямо, а отчасти косвенно синтез нуклеиновых кислот, белков и специальных энзимов в клетке. Последние, в свою очередь, определяют метаболические процессы и ответственны за синтез тех или иных специфических веществ в клетке в зависимости от характера клетки и ее положения в системе организма как целого. В конечном счете течение всех этих процессов находится под контролем кода. Однако отдельные локальные варианты кодирования или мутантные гены играют роль «сигналов», ответственных за отклонения от нормального течения этих процессов.

Теория информации позволяет нам количественно оценить количество наследственной и фенотипической информации в популяциях данного вида. Как в теории информации, так и в теории естественного отбора

значение имеют только уклонения от нормы или варианты, а не вся «норма» и, более того, не уклонения в отдельных признаках, а изменения, касающиеся организации в целом. Это облегчает сравнение фенотипической и генотипической информации, ввиду того, что можно абстрагироваться от таких сложных явлений, как взаимодействие генов в процессе феногенеза, плейотропия и полигенная обусловленность признаков. Каждое изменение в гене приводит к изменению индивидуального развития, а возможно, и конечного результата. Любая мутация может привести к изменению всего организма в целом и соответственно его фенотипа. Эта возможность наиболее полно реализуется у гаплоидных организмов и при мозаичном типе эмбрионального развития.

В пределе фенотипическое разнообразие форм определяется генотипическим разнообразием, причем количество фенотипической информации равно количеству наследственной информации. В действительности, однако, процесс индивидуального развития зависит как от внешних факторов, так и от внутренней организации самой развивающейся системы. Обычные условия существования участвуют тем или иным способом в нормальном механизме индивидуального развития и не вызывают уклонений от нормы, а, меняясь в обычном диапазоне, вызывают определенные модификационные изменения у всех особей, подвергшихся воздействию измененных условий. Они не повышают при этом количества фенотипической информации. Вместе с тем механизм индивидуального развития включает некоторую степень регуляции.

Одно из проявлений регуляторного характера индивидуального развития — доминирование признаков нормального фенотипа (дикого типа). Большинство регуляторных механизмов снижает разнообразие форм, а следовательно, и количество средней фенотипической информации, приходящейся на одну особь. Можно думать, что, как правило, количество фенотипической информации меньше, чем количество наследственной информации. Это имеет большое значение для течения эволюции, так как естественный отбор идет по фенотипам, так что даже при полном фенотипическом единообразии популяции, достигнутом в результате сурового отбора, все же имеется значительный потенциальный резерв генетической изменчивости. Резерв этот особенно велик у диплоидов и полиплоидов по сравнению с гаплоидами.

Вся система признаков фенотипа представляет собой конечный результат преобразования наследственной информации в процессе индивидуального развития. Эта система является носителем обратной информации от особей данной популяции к биогеоценозу, в который включена данная популяция. Обратная информация закодирована с помощью знаков — фенотипических признаков особи, точно так же, как наследственная информация закодирована с помощью иных знаков — генов — в хранилище наследственной информации. Нет ничего общего между этими наборами знаков, между признаками и генами, хотя их связь друг с другом посредством перекодировки несомненна. Этот перевод с языка генов на язык признаков так сложен, что мы не можем соотнести определенный признак с определенным геном. Код наследственной информации в целом отвечает за развитие всего фенотипа точно так же, как за развитие каждого отдельного признака. Изменение одной элементарной единицы наследственной информации, или гена, приводит к изменению всего процесса развития и фенотипа в целом. Регуляторные механизмы могут, однако, погасить проявление мутации так, что она совсем не будет иметь фенотипического выражения, или ограничить ее проявление лишь некоторыми слабо «защищенными» областями. В последнем случае создается впечатление, что мутация изменила лишь от-

дельные признаки, в то время как на самом деле ее действие во всех других частях организма сведено к минимуму.

Как уж отмечалось, код наследственной информации — не только передатчик информации. Он осуществляет также контроль над процессами клеточного метаболизма, т. е. выполняет основные функции, характеризующие живое. Следует подчеркнуть, что и фенотип особей отнюдь не пассивный передатчик обратной информации. Особь является представителем того единственного уровня организации живой материи, на котором жизненные ресурсы среды становятся достоянием популяции, если код наследственной информации управляет клеточным метаболизмом, фенотипическая организация особи управляется этим метаболизмом.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ И ЕЕ КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА

Обратная информация от популяции к биогеоценозу передается через особей, входящих в состав популяции. Каждая особь, будучи сложным сообщением, которое феногенетика в состоянии разложить на составляющие элементы, представляет собой в то же время неделимую биологическую единицу, или целостный информационный блок. Специфическая форма активности каждой особи в определенной среде, т. е. в биогеоценозе, является средством передачи обратной информации.

Основное проявление этой активности заключается в овладении особью средствами существования, необходимыми для воспроизведения и защиты своей жизни и жизни своего потомства. Активность особи специфична, так как представители данного вида потребляют специфические неорганические и органические вещества, вступают в определенные отношения друг с другом и с другими компонентами биогеоценоза. В то же время активность данной особи индивидуальна, так как выражает ее особенности, вкусы и привычки. Особи данного вида влияют на биогеоценоз совокупностью своих действий и, таким образом, «информируют» его о состоянии данной популяции.

Внешние факторы и здесь, как в случае передачи наследственной информации, выступают в качестве шумов. В случае передачи фенотипической информации от популяции к биогеоценозу шум представлен всеми теми абиотическими и биотическими компонентами среды, которые уничтожают носителей обратной информации, мешают им воспроизвести себя, препятствуют проявлению их индивидуальной и специфической активности и тем самым препятствуют или, по крайней мере, затрудняют передачу обратной информации. В процессе эволюции выработался ряд приспособлений, обеспечивающих помехоустойчивость в передаче обратной информации. Как и в других случаях, помехоустойчивость повышается при установлении закономерных связей между элементарными единицами информации с помощью повторения сообщения, а также при прямой защите и изоляции от факторов, мешающих передаче информации. Самое обычное средство повышения надежности передачи информации — пассивная и активная защита жизни особей путем «изоляции», т. е. с помощью твердых оболочек, шипов, игл и колючек, ядов, а также путем образования приспособлений и инстинктов, обеспечивающих использование укрытий от неблагоприятных климатических факторов, от преследования хищников и заражения паразитами.

Как правило, особи представляют собой независимые единицы информации. Однако между ними могут устанавливаться временные и постоянные связи. Образование стад, стай, косяков, колоний ведет, как

и в других случаях закономерных объединений между единицами информации, к повышению помехоустойчивости. Спаривание особей также ведет к повышению надежности передачи информации.

Особи данной популяции и всего вида в целом являются носителями сходной информации. Это обеспечивает значительный объем повторений, а тем самым увеличивает надежность передачи наиболее важной части сообщения. Вместе с тем менее важная часть сообщения не повторяется. Разнообразие особей популяции не нарушает смысла сообщения, а делает популяцию весьма лабильной и обеспечивает возможность эволюционных преобразований.

Размах изменчивости особей может быть выражен с помощью теории информации. Можно рассматривать варианты, как «события», встречающиеся с разной вероятностью, в соответствии с их частотами в той мере, в какой нам известна их встречаемость. Поскольку частота (вероятность) выражается всегда в виде дроби, а ее логарифм имеет отрицательное значение, количество информаций выражается обратной положительной величиной, которая возрастает с уменьшением частоты. Поскольку очень редкие варианты могут быть оставлены без внимания, так как их частота не может быть установлена с достаточной точностью, количество информации в естественных популяциях лучше всего выразить с помощью количества средней информации, приходящейся на одну особь. Эту величину получают, умножая количество информации, вносимой каждым вариантом, на частоту этого варианта и суммируя все произведения:

$$H = -\sum p_i \log p_i.$$

Количество средней информации, вносимой каждым вариантом, изменяется закономерным образом в связи с его распространением в популяции от нуля, когда вариант полностью отсутствует, и снова до нуля, когда он становится единственной формой, представленной в популяции. Максимального значения средняя информация достигает не тогда, когда частота варианта $p = 0{,}5$, но на гораздо более низком уровне, когда $p = 0{,}368$. Это следует из того, что количество информации выражается через отрицательный логарифм концентрации, или встречаемость варианта. Эта величина меняется логарифмически: по мере повышения концентрации варианта он теряет преимущества «новизны» на фоне популяции как целого. Недостаток концентрации на уровне $p = 0{,}368$ по сравнению с концентрацией, равной 0,5, компенсируется качественным преимуществом — новизной варианта. При более высокой концентрации это качественное преимущество теряется, вариант становится обычным и его выбор из свободного делается все более принудительным. Все это лишь математическое следствие принятых методов оценки информации. Для нас важно отметить, что эта оценка имеет биологический смысл, о чем речь будет идти ниже, когда мы перейдем к естественному отбору.

КОНТРОЛЬ И ПРЕОБРАЗОВАНИЕ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Популяция воздействует на биогеоценоз, в состав которого она входит, через активность особей. Активность представителей популяции это и есть обратная информация о действительном состоянии популяции. Активность особей контролируется биогеоценозом, т. е. совокупностью факторов, внешних по отношению к популяции. Эти факторы можно подразделить на две категории, существенно отличающиеся друг от друга по тому значению, которое каждая из них играет в судьбе живых организ-

мов. Это средства существования и помехи. Наличие жизненных средств и их количество имеет первостепенное значение не только для существования популяции, но и для ее эволюции. Жизненные средства выступают в качестве поставщиков энергии для системы передачи и преобразования информации. Шумы или случайные воздействия среды, оказывающие более или менее вредное действие на жизнь и воспроизведение популяции, имеют подчиненное значение.

Использование средств существования представителями популяции контролируется и ограничивается их наличием в биогеоценозе. В особенности это касается источников питания и их пригодности. Чем сильнее организм, чем выше его жизнеспособность, тем меньше усилий он тратит для использования максимального количества жизненных средств. Наиболее активные особи развиваются нормально и оставляют потомство. Менее активные и тем самым менее жизнеспособные особи гибнут от хищников, болезней и стихийных бедствий. Выход, в тех случаях, когда источники питания ограничены, всецело определяется особенностями представителей популяции. Оценка или испытание особей осуществляется путем сопоставления их друг с другом. Это испытание может быть названо конкуренцией. Соревнование происходит между особями в пределах популяции, и его результат определяется сложным взаимодействием между внешними и внутренними факторами.

Контролируемым объектом является фенотип особи, в то время как средства контроля представлены внешними факторами, с которыми сталкивается каждая особь в процессе своей жизнедеятельности. Управляющий механизм биогеоценоза целиком укладывается в понятие дарвиновской «борьбы за существование», которая лежит в основе естественного отбора.

Поскольку фенотипы особей отражают их наследственные особенности, реализованные при данных условиях развития, эффект управления, или естественный отбор «наиболее приспособленных» особей, оказывается довольно сложным явлением. Управление осуществляется в биогеоценозе только в отношении фенотипов, но через фенотипы управление распространяется и на наследственные задатки особей в той мере, в какой они выявлены в фенотипе, и на средства передачи информации в той мере, в какой нарушения сказываются на фенотипе и на характере преобразования наследственной информации в процессе индивидуального развития. Характер преобразования наследственной информации в развитии непосредственно определяет особенности фенотипа особи.

Контроль на уровне фенотипов представляет собой необходимую предпосылку эволюции. Контроль, или «борьба за существование», достигается в системе биогеоценоза путем сопоставления активности особей с наличием средств их существования и с другими факторами среды. Преобразование обратной информации, или естественный отбор, происходит внутри самой популяции с помощью сравнительной оценки, или испытания, различных вариантов друг с другом в процессе этого сопоставления.

Как управление, так и вытекающий из него естественный отбор действуют на протяжении всей жизни каждой особи. Общий высокий уровень жизнедеятельности, дающий особи, как правило, преимущество, имеет первостепенное значение во всех испытаниях. Формы жизнедеятельности, однако, могут отличаться друг от друга и в этом случае могут получить разную оценку. Естественный отбор принимает при неодинаковых условиях существования разное направление, которое зависит как от состояния биогеоценоза, так и от специфических особенностей и потребностей популяции (Шмальгаузен, 1938б, 1939, 1941, 1946). Весь ме-

ханизм естественного отбора может быть представлен в терминах теории информации как преобразование обратной информации, которая передается с помощью фенотипов на уровне организации особей как целостных систем в наследственную информацию, передаваемую на молекулярном уровне организации с помощью хромосом. В процессе этого преобразования вносятся коррективы в наследственный аппараг с помощью сравнительной оценки особей в биогеоценозе. В случае, когда популяция воспроизводит себя половым путем, преобразование ее генетической структуры начинается, когда вступает в действие естественный отбор. Оно продолжается, когда в процессе гаметогенеза происходит перераспределение наследственной информации, и достигает кульминационного пункта, когда в процессе оплодотворения образуются новые комбинации. Весь процесс в целом представляет собой эволюционное преобразование информации.

КОЛИЧЕСТВО ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ПОПУЛЯЦИИ ГАПЛОИДОВ

Количество информации — мера разнообразия форм. Это разнообразие лежит в основе естественного отбора и в какой-то мере определяет его возможности. Поскольку количество средней информации представляет собой простую сумму информаций, вносимых каждым отдельным вариантом, оно может быть установлено, исходя из количества вариантов и их селективного значения (Шмальгаузен, 1960).

В простейшем случае у гаплоидов (или среди гамет) имеются два альтернативных фенотипа, в то время как у диплоида два фенотипа наблюдаются только в случае полного доминирования. В случае неполного доминирования наименьшее количество фенотипов равно трем. Концентрации фенотипов в простейшем случае находятся в соответствии с формулой Гарди — Вейнберга.

Максимум количества информации указывает на несбалансированное состояние популяции, готовой в любой момент изменить свой состав. Концепция количества средней информации и понятие уровня энтропии в качестве меры неопределенности имеют, таким образом, нечто общее. В теории информации понятие энтропии распределения употребляется наравне с понятием средней информации. В применении к популяциям организмов энтропия максимальна при полной свободе выбора вариантов фенотипа. При сопоставлении двух взаимоисключающих вариантов как количество средней информации, так и уровень энтропии максимальны при концентрации $p = 0{,}5$ каждого варианта. Полная свобода естественного отбора в случае наличия только двух взаимоисключающих фенотипов достигается при равной концентрации в равном селективном значении обоих вариантов. В таком случае популяция находится в состоянии равновесия, что совсем не характерно для динамики эволюционных преобразований.

В действительности естественный отбор имеет известную направленность. Последняя ограничивает свободу, т. е. полную случайность выбора, и вводит новый фактор — положительную селективную оценку одного из сопоставляемых вариантов. Однако и в понятии информации заключается оценка рассматриваемых вариантов. Кривая, выражающая количество средней информации, вносимой одним вариантом в зависимости от его концентрации, имеет очень характерную асимметричную форму: она круто возрастает от нуля при нулевой концентрации

варианта до максимальной величины при $p=0,368$ и более полого убывает до нуля при полном насыщении, когда $p=1$ (см. рис. 1 на стр. 89). Асимметрия кривой связана с оценкой варианта по его редкости или «новизне». Как уже отмечалось, эта оценка имеет также и биологический смысл. Это ясно обнаруживается в закономерностях изменения количества средней информации при изменении скорости естественного отбора при заданных условиях. Мы не будем вдаваться в детали математической теории отбора, разработанной Фишером, Холденом и Райтом. Для нас достаточно сравнить скорость отбора для одной неперекрывающейся генерации (примером может служить однолетнее растение) с количеством фенотипической информации для той же генерации. Допустим, что один из взаимоисключающих вариантов (**A**) оставляет потомство в числе n особей, в то время как другой (**B**) при тех же условиях оставляет потомство в числе $n(1—s)$ особей. Величина s и будет коэффициентом селекции. Определим скорость естественного отбора как приращение концентрации отбираемого варианта в единицу времени, т. е. за поколение. При этих условиях совершенно точные результаты дает следующая простая формула:

$$\Delta p = pq\frac{s}{1-qs},$$

где p — концентрация отбираемого варианта, а q — концентрация альтернативного варианта, причем $p+q=1$. При уменьшении значения s дробь $s/1-qs$ уменьшается и приближается к величине s. Приведенная формула совпадает тогда с известной формулой $\Delta p = pqs$ для малых интенсивностей отбора. При максимальном значении $s=1$, когда один вариант полностью вытесняет другой, $\Delta p = q$.

Зависимость скорости отбора от концентрации отбираемого варианта выражается кривой, которая имеет почти симметричную форму при малом селекционном коэффициенте. В этом случае свобода выбора преобладает, так как любой из вариантов может оказаться случайно элиминированным. Однако с увеличением селективного преимущества одного из вариантов (**A**) кривая скорости отбора приобретает все более асимметричную форму. Максимум скорости отбора сдвигается в сторону меньших концентраций тем больше, чем больше значение s.

Как асимметрия распределения величин средней информации, так и асимметрия распределения скоростей естественного отбора в зависимости от концентрации отбираемого варианта определяются оценкой данного варианта. В теории информации эта оценка выражается величиной отрицательного логарифма вероятности данного варианта, которая падает от бесконечно большой величины до нуля по мере насыщения популяции данным вариантом. В нашей формуле для скорости естественного отбора оценка выражается другой величиной: $qs/1-qs$, которая уменьшается с увеличением концентрации селектируемого варианта от $s/1-s$ до 0. При $s=1$ падение осуществляется от ∞ до 0. При малой величине s это падение приближается к прямолинейному падению от величины s до 0.

Падение селективной значимости варианта по мере его распространения в популяции имеет глубокий биологический смысл. Как и в теории информации, оценка данного варианта имеет смысл только при сравнении его с альтернативным вариантом. Точнее, вариант оценивается в своем значении на фоне всей популяции. Если вариант **A** очень редок, то он конкурирует на протяжении своей жизни почти исключительно с особями **B** и полностью выявляет свои преимущества. Если

же вариант **А** становится обычным, он конкурирует не только с **В**, но также и с **А**. В последнем случае вариант **А** не имеет никаких преимуществ. При концентрации **А** и **В** по 50% особь **А** сталкивается с **А** и **В** в равном числе случаев. Поэтому вариант **А** уже утратил половину своего преимущества. При полном насыщении популяции, когда она вся состоит из особей **А**, вариант **А** не имеет никаких преимуществ по сравнению с другими представителями той же популяции. В теории информации, точно так же, как и в теории естественного отбора, оценка варианта зависит от его концентрации. Однако биологическая оценка в теории отбора отличается от математической оценки в теории информации не только способом измерения преимуществ варианта, но еще и коэффициентом селекции, который характеризует относительное положение обоих вариантов (**А** и **В**) в биогеоценозе.

Коэффициент отбора выражает разницу между вариантами в качестве информации, вносимой ими в биогеоценоз. Этот вклад также относителен и в реальной обстановке приводит к различиям в концентрации, а тем самым и в количестве информации уже в следующем поколении. Следовательно, величину коэффициента отбора можно определить не только путем сравнения частот отбираемого положительного варианта в последовательных генерациях ($s = \frac{p_1 - p}{p_1 - pp_1}$ где p_1 — частота отбираемого варианта в следующем поколении), но и по количеству общей (I) и средней (H) информации ($s = \frac{H_1 I - HI_1}{H_1 I - HH_1}$ где I_1 и H_1 — количества информации, внесенной положительным вариантом в следующую генерацию). Отсюда следует, что скорость естественного отбора может быть полностью выражена в терминах теории информации

$$\Delta p = p_1 qs = \frac{H_1 I - HI_1}{II_1 - HI_1}\left(1 - \frac{H}{I}\right).$$

Высокое качество информации и большое значение коэффициента отбора обеспечивают не только максимальную скорость естественного отбора, но также и максимальное использование имеющейся информации. Мы, однако, ограничимся рассмотрением тех условий, при которых скорость естественного отбора действительно лимитируется количеством средней информации, приходящейся на один вариант в данном поколении. В условиях жесткого отбора биологическая оценка особи приближается к математической оценке в теории информации. Это ведет к почти полному совпадению кривой, выражающей зависимость скорости отбора от концентрации отбираемого варианта, и кривой, изображающей количество средней информации по отбираемому варианту. При $s = 0{,}66$ обе кривые почти сливаются (при сопоставимых масштабах, именно вдвое большем масштабе для скорости отбора), причем максимального значения обе функции достигают, когда $p = 0{,}368$ (в том случае, если основание логарифма равно 2). В числовом выражении скорость отбора достигает половины количества средней информации. Очевидно, при жестком отборе количество средней информации определяет пределы возможной скорости отбора. Естественно, что именно при жестком отборе его скорость лимитируется наличием соответствующего материала в популяции.

В реальных условиях существования популяции такого жесткого отбора никогда не бывает. При отборе положительных вариантов, т. е. при движущей форме отбора, величина селекционного преимущества

не может быть очень большой. Вариант не может превзойти норму сразу во всех отношениях, даже при резкой смене обстановки в биогеоценозе. При стабилизирующей форме отбора в пользу установившейся нормы, т. е. при элиминации всех уклонений от нормы, селекционное преимущество нормы может быть очень большим и коэффициент отбора может достигать предельного значения, равного единице, как это и имеет место в случае элиминации леталей. Максимальная скорость отбора могла бы быть достигнута лишь на самых больших концентрациях элиминируемого варианта. Эти концентрации в природных условиях невозможны, так как всякая популяция может существовать только при численном преобладании относительной нормы, а не при преобладании резко отрицательных вариантов. При большем значении s скорость стабилизирующего отбора лимитирована наличием элиминируемого материала (она приближается к равенству $\Delta p = q$) и в конце концов частотой возникновения данной мутации. Во всяком случае, эти скорости не могут быть большими.

В наших расчетах концентрации как обычно выражены в виде доли вариантов в популяции, линейно возрастающей от нуля до единицы. Очевидно, каждое последующее возрастание этой величины имеет меньшее значение для популяции в целом, чем предыдущее. Следовательно, было бы более правильным выражать концентрацию варианта логарифмом его доли. Логарифмы с основанием, равным 2, особенно пригодны для этой цели, так как каждое увеличение значения на единицу соответствует удвоению концентрации. Скорость отбора может быть выражена как возрастание логарифма концентрации за единицу времени, т. е. за поколение. В этом случае $\Delta \log p = -\log(1-qs)$. Некоторые закономерности при этом способе оценки скоростей отбора выявляются особенно четко. В пределе при $s=1$ логарифмическая скорость отбора равна общему количеству информации, так как $1-qs$ в этом случае совпадает с $1-q=p$, так что $\Delta \log p = -\log p = I(\mathbf{A})$. Это означает, что информация $I(\mathbf{A})$ полностью определяет скорость естественного отбора при его максимальном значении. При $s<1$ информация полностью не используется, так как по мере уменьшения коэффициента отбора логарифмическая скорость отбора в возрастающей степени зависит от частоты элиминируемого варианта (выраженной в обычной форме). При $s=0{,}5$ логарифмическая скорость отбора уже почти пропорциональна концентрации q. При сравнительно низких значениях коэффициента отбора, т. е. во всех реально существующих случаях движущей формы естественного отбора логарифмическая скорость отбора варианта **А** пропорциональна концентрации варианта **В**, т. е. q. Она снижается пропорционально снижению вероятности сопоставлений между особью **А** с любой из особей **В**.

КОЛИЧЕСТВО ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ И СКОРОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ПОПУЛЯЦИИ ДИПЛОИДОВ

Если в популяции гаплоидов числовые соотношения между взаимоисключающими типами **А** и **В** определяются формулой $p+q=1$, то в популяции диплоидов, находящейся в состоянии равновесия, они определяются формулой $(p+q)^2=1$, или $p^2+2pq+q^2=1$. В этом случае имеется три генотипа — **АА**, **Аа** и **аа**, каждому из которых соответствует свой фенотип. Если мы графически представим изменение количества средней информации в зависимости от концентрации дан-

ного фенотипа, то получим такую же кривую, как и для гаплоидов. Однако концентрация одного из фенотипов — **Аа** — изменяется по мере изменения концентрации **АА** или **аа** нелинейно — она сначала поднимается до максимума в 50% популяции, а потом падает до 0, когда одна из гомозигот полностью насыщает популяцию. Так как при этом изменении концентрация гетерозигот **Аа** дважды достигает уровня 0,368, соответствующего максимуму количества информации, то кривая имеет два максимума.

Скорость естественного отбора всех трех фенотипов определяется их селекционным преимуществом, выраженным коэффициентом s для гомозигот и коэффициентом hs для гетерозигот. Величина h является показателем доминирования. При полном доминировании **А** над **а** h равно 0 и фенотип **Аа** неотличим от **АА**, так что в этом случае снова имеется только два взаимоисключающих фенотипа (**АА+Аа** и **аа**), хотя и в иной пропорции, чем раньше. Как количество средней информации, так и скорость естественного отбора зависят от соотношения численности обоих фенотипов.

В теории естественного отбора нас интересуют, однако, в основном наследственные изменения, и поэтому скорость естественного отбора, идущего по фенотипам, рассматривают как результат изменения концентраций наследственных задатков, или генов. В этом случае распределение скоростей естественного отбора существенно различно для доминантного и для рецессивного фенотипа (см. рис. 2 и 3 на стр. 109, 110). Это различие, однако, является только выражением числовых соотношений фенотипов при полном доминировании одного из генов. Поэтому оно в разной мере сказывается и на распределении величин средней информации. Кривая, показывающая изменение скорости естественного отбора в зависимости от концентрации соответствующих генов, сохраняет свое общее сходство с кривыми распределения количества фенотипической информации. Эти кривые почти совпадают при жестком отборе. При $s=0,66$ они почти сливаются, причем в числовом выражении скорость естественного отбора достигает половины количества информации по данным фенотипам.

Кривые, изображающие количество средней информации и скорость естественного отбора гетерозигот, имеют, как уже сказано, двухвершинный характер (см. рис. 4 на стр. 111). При $s=0,66$ отбор имеет два максимума скорости, которые совпадают с наибольшим значением количества средней информации. Кривая скорости отбора интересна не только своей формой. Она показывает, что для концентраций аллелей в широком диапазоне от $p=0,1$ до $p=0,9$ или для концентраций каждой из гомозигот от $p=0,01$ до $p=0,81$ имеются весьма благоприятные условия для естественного отбора гетерозигот. Особенности этих кривых зависят от сопоставления оценок фенотипов в теории информации и в теории естественного отбора. В обоих случаях фенотип оценивается не по своим свойствам, а по преимуществу над другим альтернативным вариантом. В случае гетерозиготы ее оценка имеет два максимума — один на фоне абсолютного численного преобладания гомозигот **аа**, а другой на фоне полного преобладания гомозигот **АА**. Первый максимум выявляется при сопоставлении между особями **Аа** и **аа**, в то время как второй максимум — при сопоставлении **Аа** с фенотипом **АА**. Этот двухвершинный характер кривых количества средней информации и скорости отбора гетерозигот лишний раз показывает, что чисто математическая оценка вариантов по их распределению имеет и биологический смысл. Она характеризует положение вариантов в популяции и возможные распре-

деления скорости отбора. Однако, как уже указывалось, конкретные скорости отбора определяются не только положением варианта в популяции, но и его положением в биогеоценозе. А это положение характеризуется коэффициентом селекции *s*, т. е. качеством информации, оцениваемой уже на фоне биогеоценоза в целом.

У гаплоидных организмов естественный отбор, идущий по фенотипам, является в то же время и отбором генотипов, который ведет к изменению концентрации генов в популяции. Диплоидия приводит к существованию промежуточного типа, роль которого в отборе может быть различной. При полном доминировании скорость отбора доминантного гена уменьшается вследствие отбора фенотипов **Аа**, которые содержат наряду с отбираемым геном **А** также и элиминируемый ген **а**. Скорость отбора рецессивного гена также снижается, так как он оказывается недоступным для отбора по фенотипам **Аа**.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Применение общих принципов кибернетики и теории информации позволяет построить простую схему цикла элементарного эволюционного преобразования популяции и подразделить этот цикл на отдельные этапы. Новая концепция открывает возможность более точно сформулировать понятия и дать количественную оценку явления. Новая точка зрения делает более понятными ряд моментов:

1. Сложную организацию кода наследственной информации и необходимость точной передачи, защиту этого механизма против нарушающих влияний случайных внешних условий (шумов).
2. Необходимость стабильного, а в некоторых случаях автономного механизма трансформации наследственной информации в индивидуальном развитии.
3. Значение адекватной фенотипической информации в качестве условия контроля в биогеоценозе как над преобразованием кода наследственной информации, так и над эволюцией индивидуального развития.
4. Значение внешних факторов в качестве средств контроля признаков фенотипа и подразделение этих факторов на необходимые, или средства существования, и случайные (более или менее вредные), или шумы.
5. Значение структуры популяции и положения в ней отдельных вариантов для эффективного действия естественного отбора.

Введение новых методов количественной оценки разнообразия форм в популяциях позволяет также более точно оценить степень организованности (уровень энтропии) и эволюционную пластичность популяций. Ценность этих методов особенно ясна в случае установления зависимости между количеством фенотипической информации и скоростью естественного отбора на верхней границе интенсивности его действия.

Подводя итог, можно сказать, что анализ эволюции с точки зрения кибернетики позволяет подразделить элементарный цикл эволюционных преобразований на отдельные звенья, выделить факторы, ответственные за преобразование, и ввести методы количественной оценки изучаемых явлений. Элементарный цикл эволюционных преобразований состоит из передачи прямой наследственной информации через гаметы в каждом поколении, преобразования этой информации в индивидуальном развитии, передачи обратной фенотипической информации, контроля фенотипов с помощью их сравнительной оценки в биогеоценозе и из преобразования наследственной информации в процессе естественного отбора (и полового процесса) в пределах данной популяции.

Основа передачи наследственной информации — копирование ее кода в процессе самовоспроизведения хромосом. Возможность такого воспроизведения создается структурой молекулы ДНК, обеспечивающей ее расщепление и последующую достройку. Чередование различных звеньев, содержащих либо аденин и тимин, либо гуанин и цитозин, играет роль первичной кодовой записи, определяющей своеобразие единиц биологической информации, или генов. Надежность передачи информации обеспечивается с помощью соединения этих единиц в длинные блоки — хромосомы, а также с помощью повторения сходных генов и целых хромосомных комплексов (у диплоидных и полиплоидных организмов). Помехоустойчивость обеспечивается также изолированием кода наследственной информации и его защитой с помощью регуляторных механизмов клетки и организма в целом. Сумма произведений отрицательных логарифмов концентраций отдельных генов на их относительные концентрации представляет собой меру средней наследственной информации на ген в популяции:

$$H = -\sum p_i \log p_i.$$

В процессе индивидуального развития происходит не только передача наследственной информации всем клеткам, но и ее трансформация в развивающийся организм и ее реализация в фенотипе. Фенотип особи представляет собой неделимую единицу обратной информации от популяции к биогеоценозу. Надежность передачи обратной информации обеспечивается структурой популяции, повторением ее существенных свойств в каждой особи, а также совокупностью защитных средств каждой особи. Количество фенотипической информации в популяции (или средняя информация, приходящаяся на одну особь) оценивается как сумма произведений отрицательных логарифмов концентрации каждого варианта на его соответствующую концентрацию.

Фенотип особи является объектом контроля в биогеоценозе (борьба за существование). Внешние факторы (необходимые, или средства к существованию, и случайные, или помехи) выступают в роли средств контроля. Контроль фенотипов лежит в основе естественного отбора. Естественный отбор, дополняемый обычно половым процессом, играет роль механизма, преобразующего фенотипическую информацию, передаваемую на уровне целого организма, в наследственную информацию, передаваемую на уровне хромосом зиготам следующего поколения.

Ввиду того, что фенотипическое разнообразие форм представляет собой материальную основу естественного отбора, между количеством информации, характеризующим это разнообразие, и скоростью естественного отбора существует закономерная зависимость. При жестком отборе кривая, выражающая его скорость в зависимости от концентрации отбираемых вариантов, очень сходна с кривой, выражающей количество средней информации, приходящейся на те же варианты. Скорость отбора, само собой разумеется, лимитируется количеством фенотипической информации. Как количество информации, так и скорость естественного отбора зависят от оценки данного варианта по сравнению с взаимоисключающим вариантом. Скорость естественного отбора зависит, однако, также от положения варианта в биогеоценозе, а это положение определяется коэффициентом отбора. Коэффициент отбора выражает разницу между двумя вариантами по качеству информации. Высокое качество информации и большие значения коэффициента отбора обеспечивают максимальное использование информации и максимальную скорость отбора.

ИНТЕГРАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ИХ САМОРЕГУЛЯЦИЯ

В неорганической природе в условиях нашей планеты в значительной мере господствуют случайные явления, ведущие по законам вероятности к возрастающему беспорядку, к дезорганизации (нарастание энтропии). С другой стороны, в органической природе, т. е. в мире живых существ, не только поддерживается известный порядок, но и увеличивается степень организованности и не только в самих живых существах, но в результате их деятельности даже в окружающей их неорганической среде.

Живые существа всегда самоорганизуются, используя внешнюю среду для восстановления и усложнения собственной организации. В основе этой самоорганизации лежат биохимические процессы, характерные особенности которых начинают проясняться лишь в самое последнее время. Организмы строятся по шаблонам, которые наследуются и размножаются, в ряде поколений постепенно изменяются и совершенствуются. Шаблонами служат молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), обладающие относительно простой и весьма устойчивой структурой в виде двойной цепочки нуклеотидов. Они составляются из определенного числа звеньев со специфическим для данного вида организмов чередованием четырех разных нуклеотидов в двух попарных комбинациях, т. е. имеют в высшей степени упорядоченную структуру. На этих простых шаблонах, как на матрицах, строятся молекулы рибонуклеиновой кислоты (РНК) и через посредство последних — сложнейшие молекулы белковых тел. В конце концов порядок чередования компонентов в этих сложных молекулах определяется все же чередованием нуклеотидов в простой молекуле ДНК.

Принципиально сходный механизм — использование упорядоченных структур для построения все более сложных и не менее упорядоченных структур — лежит в основе эпигенетической надстройки индивидуального развития организмов. Это развитие осуществляется посредством многократного копирования элементарных структур с последующим разделением и размножением различных биологических единиц. В основе такого размножения биологических единиц лежит способность к саморепродукции самой молекулы ДНК (в условиях белковой среды с энзимами и необходимыми строительными материалами). Саморепродукция молекул ДНК влечет за собой и репродукцию молекул РНК и белков, входящих в состав нуклеотидов клеточного ядра (Энгельгардт, 1959). Это в свою очередь ведет к удвоению и расщеплению хромосом при делении ядра и клеточного тела. Один и тот же механизм клеточного деления, являющийся средством размножения простейших одноклеточных организмов, составляет также основу построения многоклеточных организмов и их размножения. В процессе эволюции все эти механизмы усложняются, и в основе этого усложнения лежит прогрессивная полимеризация химических структур. Цепное строение с повторением одинаковых нуклеотидов

только четырех видов вдоль всей молекулы ДНК дает возможность почти любого увеличения числа звеньев. Вместе с тем такое простое увеличение числа звеньев ведет к экспоненциальному увеличению числа возможных комбинаций — $k = 4^n$. Таким образом, создается возможность построения астрономически большого числа индивидуализированных молекул ДНК (мыслимое наименьшее число комбинаций дается молекулой, состоящей только из четырех звеньев, оно равно $4^4 = 256$), а следовательно, молекул РНК и молекул белковых тел. Количество возможных специфических белковых тел возрастает, однако вновь в экспоненциальной зависимости от числа используемых аминокислот.

Тот же процесс полимеризации нашел применение и в прогрессивной эволюции биологических единиц — генов, хромосом, клеток и особей. Увеличение числа сходных элементов — клеток — неизменно сопровождало эволюцию сложных организмов. Увеличение числа элементарных компонентов и прежде всего числа звеньев в молекулах нуклеиновых кислот и белковых соединений, а также числа биологических структурных единиц ядра и плазматического тела клетки, именно генов, микросом, хондриосом, имело большое значение в эволюции организма, так как обеспечивало возможность изменения отдельных единиц (генов, хондриосом и др.), не нарушая основных функций целого (клетки). Подобное же значение имело и увеличение числа клеточных элементов в многоклеточном организме. Это увеличение числа сходных единиц дает неограниченные возможности дифференцировки, т. е. создания многих новых специализированных структур со своими специфическими функциями, а вместе с тем и возможности интеграции этих структур и функций в новых типах организации.

Та же возможность объединения и дифференциации открылась и перед многоклеточными организмами, которые также нередко объединяются в сложные колонии с более или менее ясно выраженной дифференцировкой и разделением труда между отдельными ее особями.

Однако надындивидуальная организация многоклеточных существ выражается в этой форме довольно редко. Гораздо чаще, особенно у высших растений и высших животных, объединение особей не сопровождается утратой самостоятельности в своих жизненных отправлениях. Оно выражается прежде всего в половом размножении и в соответствующей организации локального объединения особей, называемого популяцией. Взаимосвязь особей в популяциях может быть весьма незаметной, но все же ведет к установлению известной дифференциации, связанной с разделением труда и иногда заметной специализацией. Наиболее общим выражением такой дифференциации является обособление полов. Дифференциация проявляется и в возрастных группировках, а также иногда в сезонных, локальных или экологических различиях между особями вида.

Все это означает наличие некоторой организации и в надындивидуальной системе — популяции. И в этих системах устанавливаются определенные соотношения, связи между отдельными особями. Наиболее очевидны, конечно, соотношения между различными полами. Однако при более глубоком анализе вполне ясно выступает и различная роль определенных форм или даже неоформившихся вариантов в жизни и в эволюции любых популяций, рас и видов в целом. Каждая из этих систем является дифференцированной, но вместе с тем и целостной, интегрированной, единицей.

Для всех биологических систем характерны не только генетическая преемственность ее компонентов и определенность структуры, но и известная устойчивость — способность к поддержанию и восстановлению этой структуры при ее нарушениях, т. е. способность к регуляции.

Таким образом, прогрессивная эволюция организмов строится на некоторых общих принципах: полимеризации, т. е. увеличении числа однородных компонентов, дифференциации, т. е. разнообразной специализации этих компонентов, и интеграции, т. е. согласовании и объединении их функций в целостной организации. Степень дифференциации организма — общепринятый показатель высоты организации. Так как дифференциация неизбежно ведет к интеграции, которая определяет высшие функции организма как целого, мы с еще большим основанием можем считать степень интеграции показателем морфологического прогресса. В различных биологических системах дифференциация и интеграция выражаются по-разному, и это связывается с различной ролью этих систем как в жизни организмов, так и в их эволюции.

ИНТЕГРАЦИЯ НА МОЛЕКУЛЯРНОМ УРОВНЕ ОРГАНИЗАЦИИ

Само возникновение жизни связано с интеграцией на молекулярном уровне организации. Интеграция аминокислот в сложной молекуле белкового вещества и интеграция нуклеотидов в молекуле нуклеиновой кислоты были, несомненно, чисто химическими процессами. Однако объединение линейной структуры нуклеиновых кислот с белковыми телами и поддержание подвижного равновесия в сравнительно устойчивой системе означало, очевидно, возникновение нового качества — возможности самовоспроизведения как основы жизненных процессов (Calvin, 1959). Только путём самовоспроизведения создавалось всегда множество сходных индивидуальностей, послуживших материалом для отбора быстрее нарастающих более устойчивых систем с более точным механизмом самовоспроизведения. Это и лежит в основе возникновения и эволюции живых существ. Вместе с тем уже в самых элементарных жизненных процессах проявляется и наличие регуляторных механизмов, поддерживающих состояние подвижного равновесия даже в наиболее простых живых существах.

Простейшим регуляторным механизмом является механизм обратимых химических реакций, скорость которых определяется относительной концентрацией реагирующих субстанций. Реакция замедляется по мере накопления ее продуктов вплоть до установления равновесия между противоположными процессами. Такие обратимые химические реакции, идущие при участии белковых катализаторов — энзимов, лежат, очевидно, в основе регуляции жизненных процессов. Их действие можно себе представить в виде замкнутого цикла процессов синтеза, распада и ресинтеза.

Жизнь проявляется, однако, во взаимодействии со средой, и, следовательно, внутренний регуляторный цикл каждой живой системы дополняется каналами связи с внешней средой. Из внешней среды черпается материал для построения тела живого существа, и во внешнюю среду выделяются побочные продукты обмена веществ.

Если рассматривать живое существо как саморегулирующуюся систему, то общий механизм его регуляции может быть представлен в виде следующей схемы (в скобках указано значение каждого звена в полном кибернетическом цикле): поступление веществ из внешней среды (входной канал связи), их ассимиляция внутри живого существа, синтез и восстановление упорядоченных химических и структурных компонентов живой системы под контролем нуклеопротеидов и специфического комплекса энзимов (прямая связь и преобразование), накопление мета-

болитов и их воздействие на реакции, идущие под контролем энзимов (внутренняя обратная связь), удаление неиспользованных веществ и побочных продуктов обмена (выходная связь с внешней средой).

Элементарные формы жизни сохранились после возникновения организмов лишь в виде паразитирующих в растениях и животных субмикроскопических телах вирусов. Последние подверглись, очевидно, некоторой дегенерации, утратив способность самостоятельного существования в связи с уничтожением простейших источников органического питания, которые все захватывались более организованными формами живых существ.

ИНТЕГРАЦИЯ НА КЛЕТОЧНОМ УРОВНЕ ОРГАНИЗАЦИИ

Если оставить в стороне вирусы как единственные современные носители наиболее элементарных форм жизни, то простейшей биологической системой будет клетка. Разделение на ядерные и плазматические компоненты является, вероятно, первой дифференцировкой клеточного тела. Оно сопровождалось интеграцией, завершившейся оформлением клеточного ядра. Самовоспроизведение ядерных субстанций и их особая ответственность в обеспечении преемственности органических структур привели к дифференциации и интеграции ядерных субстанций, к обособлению генов и их объединению в хромосомах (генная и геномная интеграция).

В клеточном ядре сконцентрировался основной механизм наследственной передачи, регулирующий не только самовоспроизведение всей клетки в целом, но и физиологическое восстановление ее компонентов. Специфика молекулярных структур (нуклеиновых кислот), взаимодействующих с белковыми телами, определяет синтез некоторого комплекса энзимов, которые регулируют течение всего клеточного метаболизма. Основу всех жизненных проявлений составляют обратимые процессы распада и синтеза, идущие в теле клетки при участии катализаторов и поддерживаемые на известном для данных условий уровне равновесия.

Клетка во всей своей жизнедеятельности связана с внешней средой. Последняя никогда не является константой. Как физические условия существования, так и химический состав среды непрерывно меняются, и это не может не нарушать установившегося равновесия в системе клетки. Во многих случаях это означает необратимые изменения и прекращение жизненных процессов.

В эволюции всегда происходил естественный отбор таких живых систем, которые, отвечая известными изменениями на изменения факторов внешней среды, не выходят при этом из устойчивого состояния и сохраняют способность восстановления нарушенного равновесия. Это означает повышение устойчивости организма в меняющихся условиях внешней среды, т. е. стабилизацию, которая основывается именно на прогрессивном развитии различных защитных и регулирующих механизмов.

Стабилизация органических систем и прежде всего наиболее простой системы — клетки — сопровождается в процессе их эволюции развитием компенсаторных (буферных) механизмов, которые защищают организм от вредных внешних влияний, вызывающих опасное нарушение установившегося равновесия.

Хотя интеграция достигает наивысшего уровня только в многоклеточном организме как в целом, она всегда сопровождается и *прогрессивной интеграцией молекулярных наследственных*

структур в хромосомах клеточного ядра. Регуляторные механизмы всего организма в целом отличаются неизмеримо большей сложностью, чем регуляция на уровне клеточной организации. Однако они строятся в конце концов все же на регуляциях клеточного метаболизма под контролем унаследованных структур ядра и плазмы.

Эволюция клетки не прекращается с образованием многоклеточного организма. С одной стороны, она отражает всю эволюцию многоклеточного организма в своих наследственных структурах и, с другой стороны, в эволюции самого онтогенеза организация клетки испытывает самую разнообразную и нередко крайнюю специализацию.

В заключение отметим в общей форме, что текучесть и приспособляемость органических форм есть выражение непрерывной их перестройки, а устойчивость тех же форм определяется тем, что эта перестройка осуществляется и под контролем клеточного регулирующего механизма, который прямо или косвенно детерминирован наследственной структурой ядерных субстанций. Основой подвижной устойчивости всех живых существ является регуляция физиологических и морфогенетических процессов адаптации на уровне клеточной организации (цитогенетический гомеостазис). Именно на этом уровне достигает своего полного завершения интеграция наследственных факторов любой даже наиболее сложной особи.

В клетке как самостоятельном организме прогрессивная дифференциация плазменных субстанций привела к обособлению многих органоидов и их функциональному объединению в теле различных протистов. На этих общеизвестных явлениях мы здесь не останавливаемся.

ИНТЕГРАЦИЯ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗАЦИИ МНОГОКЛЕТОЧНОЙ ОСОБИ

Возможности дифференциации в пределах одной клетки оказались все же ограниченными. Объединение многих одноклеточных организмов в сложных колониях давало гораздо большие возможности разделения труда. Обособление пропагационных элементов было, очевидно, первым шагом на этом пути. Дальнейшая дифференциация, обособление частей сомы с образованием клеточных комплексов (тканей) и органов, неизменно сопровождалось соподчинением частей и их функциональной интеграцией в сложном многоклеточном организме (морфофизиологическая интеграция). Вместе с тем только в интегрированной системе из многих органически связанных клеточных элементов создавались наибольшие возможности для прогрессивной дифференциации.

Чем выше организация зрелой особи, тем более усложняются и процессы ее онтогенетического развития. Это связано, однако, с необходимостью координации частных процессов, согласования их течения во времени и пространстве. Зависимость этих процессов от внешних факторов дополняется взаимозависимостями между развивающимися частями (Шмальгаузен, 1940). Это означает как дифференциацию, так и интеграцию процессов онтогенеза сложного организма. На базе унаследованной структуры зиготы развивается эпигенетическая надстройка, определяемая сложным взаимодействием внутренних и внешних факторов на каждой стадии развития (эпигенетическая или онтогенетическая интеграция).

Все это сказывается и на реализации отдельных наследственных изменений. Чем выше дифференциация организма, тем сложнее и выраже-

ние каждой отдельной мутации. В особенности это касается высших организмов. Преломляясь через эпигенетические процессы, наследственные изменения приобретают свое специфическое выражение в каждой обособленной части, в каждой функции организма. Вместе с тем, и в этих выражениях сказывается взаимозависимость частей в их развитии (элементарные корреляции), и конечный эффект мутаций является хотя и множественным, но вместе с тем и интегральным. И в половом процессе создаются всегда новые комбинации наследственных изменений, и всегда это означает не простое суммирование, а интеграцию их фенотипического выражения. Естественный отбор имеет поэтому дело не с отдельными мутациями, а с глубоко индивидуальными фенотипами.

Как дифференциация, так и взаимосвязанность частей и функций возрастают по мере прогрессивной эволюции, и это сопровождается перестройкой всего механизма индивидуального развития. Система корреляций усложняется и приобретает в большей или меньшей степени регуляторный характер. Создаются регуляторные механизмы, обеспечивающие устойчивость и целостность развивающегося организма в его изменениях (онтогенетический гомеостазис или гомеорезис Уоддингтона) (Waddington, 1957) *.

Мы уже говорили о регулировании как о процессе поддержания нормальной структуры и функций во взаимодействии организма с меняющимися факторами внешней среды. Учитывая индивидуальное развитие, т. е. закономерное преобразование структур и функций во времени, нам придется расширить понятие регуляции, распространив его и на процессы поддержания нормального течения развития.

Под регулированием вообще понимают действия, направленные на поддержание системы в требуемом состоянии. В частности, понятие регуляции включает поддержание заданного, необходимого или подходящего движения, его направления и скорости (течения, передачи энергии, химических реакций и т. п.), поддержание заданных соотношений в этом движении и поддержание стационарного состояния и соотношений, установившихся в результате движения (т. е. поддержание подвижного равновесия). Все эти явления могут быть взаимосвязаны. Способы регулирования можно разграничить по устройству соответствующих механизмов и по применяемым при этом средствам.

В технике различаются регулирующие механизмы разной сложности (Полетаев, 1958): простое регулирование по заданной программе; прямое регулирование с учетом факторов, вызывающих уклонение от программы; регулирование по замкнутому циклу с обратной связью, т. е. с проверкой результатов регулирования по сравнению с заданной программой и внесением соответствующих поправок. Последняя, высшая, форма регулирования включает и первые два механизма, т. е. программное регулирование и регулирование соответственно наличию возмущающих влияний.

В онтогенетических процессах можно установить те же принципы регулирования, какие применяются и в технике: развитие по программе, заданной наследственным материалом, т. е. внутренними факторами раз-

---

* **Гомеостазис** (Homeostasis от греч. ομοιοζ — сходный, ζταζιζ — состояние) означает устойчивость подвижного равновесия данной системы (особи, популяции, вида) при достижении ею стационарного состояния и предполагает возможность его восстановления, т. е. регуляции при нарушении этого равновесия. Гомеорезис (Homeorhesis от греч. ομοιοζ — сходный, ρηω — течь) означает устойчивость путей развития особи (или популяции вида) в определенных условиях, т. е. поддержание внутреннего равновесия на каждой стадии развития, смещение точки равновесия при переходе от одной стадии развития к другой и восстановление равновесия, т. е. регуляцию при его случайном нарушении.

вития; развитие соответственно положению во внешней среде, т. е. в зависимости от внешних факторов; регуляция в собственном смысле, т. е. выправление уклонений и восстановление «нормальных» соотношений при их нарушениях. Последнее возможно лишь посредством замкнутого цикла зависимостей, т. е. при наличии обратной связи между развивающейся частью и наследственной основой нормы реагирования.

Регулирование с обратной связью может быть сравнительно простым в пределах одной частной системы, но может достигать и большой сложности во взаимодействующих системах со взаимным контролем результатов. Формы взаимодействия могут быть также различными. Частные системы могут в своем взаимодействии оказывать стимулирующее влияние друг на друга. Это ведет к согласованному последовательному развитию этих частей (положительная обратная связь). Возможно, однако, и такое соотношение, когда одна часть оказывает на другую стимулирующее воздействие, а вторая часть на первую — задерживающее (отрицательная обратная связь). Это ведет к установлению стационарного состояния.

Цикл регуляции с обратной связью может быть соединен с другим подобным циклом, контролирующим и выправляющим работу первого. Такое регулирующее устройство называется самонастраивающимся (Полетаев, 1958).

Большое значение для регуляции соотношений имеет также возможность противоположного воздействия на один и тот же процесс — возбуждение и торможение. В биологических системах противоположные воздействия передаются обычно по разным каналам (по различным нервам или от разных органов внутренней секреции или, во всяком случае, разными физическими или химическими средствами).

В сформированном зачатке и в дифференцированном организме в целом наличие таких взаимозависимостей ведет к поддержанию системы на некотором уровне равновесия, т. е. к стабилизации известных соотношений.

Программное регулирование детерминировано унаследованной нормой реагирования в определенных условиях. Оно осуществляется в пределах этой нормы в некоторых модификациях, определяемых обычными изменениями во внешних факторах (прямое регулирование). Однако при кратковременных или необычных уклонениях во внешних факторах и даже во внутренних факторах развития (т. е. в самой программе) возможно все же нормальное формообразование вследствие наличия защитных механизмов в виде пороговых уровней нормальной реактивности тканей и запаса регулирующего материала. Реакция наступает лишь в том случае, если специфический раздражитель достигает известного минимального уровня интенсивности и, раз начавшись, протекает до конца за счет внутренних запасов реагирующего материала. Нормальный результат обеспечивается и при известных нарушениях соотношений вследствие наличия избыточного количества реагирующих веществ. За счет последних происходит компенсация возможных дефектов.

Примером такого действия физиологических механизмов может служить поддержание активной реакции крови на постоянном уровне за счет ее забуференности. В онтогенетических системах поддержание нормального фенотипа при обычных мутациях осуществляется за счет доминирования нормы. В этом случае развитие нормы обеспечивается наличием двойной дозы данного гена в гомозиготе и блоком полигенов или комплексом модификаторов в гетерозиготе. При изменении одного гена его аллеломорф или сам по себе, или в соединении с комплексом модификаторов оказывается достаточным для осуществления нормы. Весьма на-

дежную защиту дают полигенные системы, обладающие «запасом» в виде целой серии генов со сходным действием. В морфогенетических системах обычно даже значительно уменьшенная доза индуктора вызывает полноценную реакцию. Точно так же материал, способный к специфической реакции (например, линзообразования), всегда намного превышает то количество, которое используется в нормальном формообразовании. Во всех этих случаях имеется некоторый запас материала, который может компенсировать дефекты, возникающие под влиянием тех или иных нарушений, и обеспечить, таким образом, развитие нормы.

Компенсация достигается нередко и избыточной организацией самой формообразовательной системы. Обычно детерминация и формообразование определяются не одним каким-либо взаимодействием (индукцией), а более сложными взаимовлияниями. В механике развития некоторые такие явления известны под названием «двойного» и «множественного» обеспечения.

Таким образом, наличие двойной дозы гена, полигенной обусловленности, избытка индуцирующего и реагирующего материала и, наконец, множественной обусловленности формообразовательных реакций оказываются средствами, защищающими нормальное течение онтогенеза от возможных нарушений под влиянием изменений во внешних или внутренних факторах. Такие защитные механизмы, основанные на компенсации за счет имеющихся запасов, можно также называть регуляторными механизмами в широком смысле, так как они делают программное регулирование более надежным.

Более совершенная регуляция возможна за счет соответствующей организации формообразовательной системы, которая автоматически перестраивается при изменении какой-либо ее части.

Элементарный регуляторный механизм осуществляется в простых зачатках с полярной организацией, характеризующейся количественными различиями в определенном направлении, т. е. наличием известного «градиента» в распределении веществ и в интенсивности метаболизма (Child, 1941). Материальные дефекты в таких зачатках не нарушают существующего градиента, и они при общем уменьшении объема сохраняют свою целостность, обеспечивающую наступление нормальных дифференцировок на разных уровнях градиента. Более сложные формообразовательные системы составляются из нескольких таких зачатков, вступающих в контакт между собой. В этом случае гармоническое сочетание частей обеспечивается за счет их взаимодействия, определяющего детерминацию структур и дальнейший морфогенез. Небольшие сдвиги во времени наступления контакта, во времени «созревания» компонентов взаимодействующей системы и некоторые смещения в их положении не нарушают нормального течения формообразовательной реакции.

Сложные регуляторные механизмы построены в организмах всегда по типу замкнутого цикла с обратной связью. Они наблюдаются как в физиологических регуляциях, так и в морфогенетических процессах.

Можно привести много примеров физиологической регуляции. Мышечное сокращение определяется возбуждением двигательного нервного центра и контролируется рецепторами в самой мышце, от которых возбуждение передается на чувствующий, а оттуда вновь на двигательный нервный центр. Терморегуляция у млекопитающих осуществляется посредством подобного же (хотя и более сложного) цикла. В качестве основы морфогенетической регуляции у растений можно привести общую схему. Корневая система обеспечивает минеральное питание и через это

определяет развитие листьев и размеры их ассимилирующей поверхности. Ассимиляция в листьях определяет рост корневой системы. В эмбриогенезе позвоночных крыша первичной кишки определяет в месте своего контакта с эктодермой развитие нервной пластинки. Последняя определяет дифференцировку хорды и мезодермы в крыше первичной кишки. Глазной бокал вызывает на месте контакта с эктодермой образование хрусталика. Хрусталик определяет дифференцировку ретины во внутренней стенке глазного бокала.

Эти примеры морфогенетических регуляций показывают взаимную стимуляцию зависимых процессов, ведущую к прогрессивному развитию всей системы. Возможны, однако, и взаимодействия с обратной направленностью. Так, функция семенников стимулирует у петухов развитие гребня, а развитие гребня тормозит дальнейшее развитие семенников. Задержка в развитии семенников вызывает прекращение роста гребня. Если удалить гребень — усилится рост желез. Если удалить половые железы — редуцируется гребень (Завадовский, 1941). Как уже сказано, такие взаимодействия ведут к поддержанию подвижного равновесия между взаимодействующими системами (стабилизация соотношений).

К сожалению, эти системы взаимного контроля и регуляции соотношений в развивающемся организме еще недостаточно изучены. Однако не подлежит сомнению, что явления авторегуляции характерны для всех жизненных проявлений вообще, а в частности имеют большое значение и в индивидуальном развитии организмов. В процессе эволюции с усложнением организации меняются, усложняются и совершенствуются и регуляторные механизмы. Вместе с защитными механизмами (характера компенсации) они обеспечивают развитие нормы при наличии случайных уклонений во внешних или внутренних факторах. Обычно небольшие колебания в факторах среды, а также малые мутации не проявляются как-либо на формообразовании (во всяком случае, в существенных признаках). Индивидуальное развитие нормы приобретает максимальную устойчивость, но вместе с тем и известную приспособляемость к закономерным изменениям в факторах внешней среды.

Элементарной основой онтогенетических регуляций *является* регуляция клеточного метаболизма. В сложном организме развивается, однако, эпигенетическая надстройка в виде многих формообразовательных систем со своими регулирующими механизмами, которые все охватываются регуляциями всего организма в целом. Развивающаяся особь представляет собой самонастраивающуюся систему регуляторных механизмов и в этом находит свое наиболее общее выражение интеграция в системе особи.

Все регуляторные взаимозависимости и защитные механизмы развиваются под действием естественного отбора главным образом в его стабилизирующей форме (Шмальгаузен, 1941, 1946). Естественный отбор является интегрирующим фактором эволюции (Шмальгаузен, 1938). Прекращение отбора и беспорядочное накопление мутаций означает дезинтеграцию, т. е. распад существующей организации.

С развитием регуляторных механизмов онтогенез приобретает максимальную устойчивость и известную автономность — он мало реагирует на случайные уклонения в обычных факторах внешней среды. Во всем этом выражается прогрессивная интеграция на уровне организации особи.

Наибольшей сложности и вместе с тем наибольшей целостности достигает организм животных в зрелой фазе своего развития. Регуляция жизненных функций организма достигает удивительной точности у высших животных — птиц и млекопитающих — с их постоянной температу-

рой тела, постоянным составом крови, непрерывным контролем в процессах окисления и восстановления, с регуляцией тканевого питания и дыхания (физиологический гомеостазис). В этой регуляции использованы у живых существ как физические, так и химические средства. Однако высшая степень физиологической интеграции достигается при обособлении специальных механизмов, регулирующих жизненные функции всего организма в целом,— органов гуморальной регуляции в виде эндокринной системы и органов трофической и сенсорно-мышечной регуляции с помощью нервной системы у животных. Именно нервная регуляция функций достигает наибольшей сложности у высших беспозвоночных — насекомых и у высших позвоночных — птиц и млекопитающих. В этих случаях регуляция строится отчасти на автоматизме унаследованной способности к реакциям на внешние и внутренние раздражения (безусловные рефлексы и инстинкты, особенно у насекомых), но в значительной мере и на автоматизации индивидуальных реакций в виде условных рефлексов и сложных действий, вырабатываемых в течение жизненного опыта в реальной обстановке. Все регуляторные циклы нервной системы охватываются настраивающими циклами регуляции в высших нервных центрах.

ИНТЕГРАЦИЯ НАДЫНДИВИДУАЛЬНЫХ СИСТЕМ

Хотя эволюция живых существ находит все наиболее яркое выражение в повышении интегрированности особи, она протекает, однако не в особях, а в надындивидуальных биологических системах — популяциях, видах и биоценозах.

Это означает наличие известной организации и в этих системах. Если эволюция организмов протекает в надындивидуальных системах, то это, конечно, связывается с перестройкой и этих систем. Если эволюирует организация особей, то меняются и популяции и виды в целом, а также биоценозы, в состав которых входят данные виды. Поэтому можно говорить и об эволюции высших биологических систем — популяций, видов и биоценозов в целом. Более того, с установлением дарвиновской концепции, дополненной современными представлениями о подвижной генетической структуре популяций, мы рассматриваем именно биогеоценоз как арену первичных эволюционных преобразований и популяцию как элементарную эволюирующую единицу.

В основе всех преобразований лежат изменения в соотношениях между организмом и средой. Первый толчок для эволюционных преобразований дается нередко геофизическими изменениями, ведущими к перераспределению организмов в пространстве. Однако наибольшее значение имеет постоянное изменение взаимоотношений между самими организмами в конкретных биоценозах. В исторических изменениях указанных надындивидуальных систем можно также установить наличие процессов дифференциации и интеграции.

ПОПУЛЯЦИЯ КАК САМОРЕГУЛИРУЮЩАЯСЯ ПОЛИМОРФНАЯ СИСТЕМА

В эволюции наиболее существенной надындивидуальной системой является популяция, т. е. локальное объединение особей. В популяциях обычно ясно проявляется гетерогенность состава и устойчивая подвижность их структуры. Эта подвижность структуры популяции покоится у

разных организмов на несколько различной основе, и это связано со способами размножения, с высотой организации и механизмом индивидуального развития. У наиболее простых форм — бактерий, низших водорослей и грибов — подвижность структуры популяции строится, по-видимому, только на мутациях и простом переживании (отборе) особей. Мутации возникают с большой легкостью и нередко вполне жизнеспособны в определенных условиях питания, температуры и влажности субстрата. Простота выражения мутаций — изменение в выборе потребляемых веществ и изменение в составе метаболитов, которые редко сопровождаются заметными структурными изменениями,— связана с простотой организации. Каждая мутация означает ту или иную специализацию, которая, конечно, лишь крайне редко оказывается подходящей к той или иной среде обитания. Эволюция микроорганизмов строится, следовательно, с помощью наиболее примитивной формы отбора (простое переживание особей) только за счет отдельных мутаций. Такой несовершенный механизм эволюции может быть эффективным лишь при быстрой смене поколений и астрономических числах особей. Уже у протистов выражения мутаций сложнее, они легче комбинируются, и в их интегральном эффекте гораздо яснее выражена возможность приспособительного реагирования. Индивидуальная жизнь более продолжительна, и естественный отбор есть результат сложного испытания каждой особи в различных ситуациях и в многообразных условиях борьбы за существование.

В сложном многоклеточном организме растений и особенно животных дифференциация частей и функций приводит к тому, что каждая мутация, означающая и в этом случае изменение клеточного метаболизма, получает всегда множественное выражение (плейтропия). В каждой части выражение мутации определяется дифференцировкой и физиологическим положением этой части и, с другой стороны, проявляется в изменении развития и в специфике дальнейшей ее дифференциации.

Уже сам половой процесс ведет к интеграции надындивидуальных биологических систем — популяций, внутри которых идет не только накопление, обмен и комбинирование мутаций (Четвериков, 1926), но и регуляция их генетической структуры.

В простейшем случае внесение новых индифферентных мутаций ведет уже в ближайшем поколении к установлению нового равновесия согласно формуле Гарди — Вейнберга.

Еще недавно многим казалось, что мутации с их обычно неблагоприятным выражением вряд ли могут служить материалом для прогрессивной эволюции у высших животных и растений с медленной сменой поколений. Современные исследования показывают, однако, все более убедительно значение комбинирования мутаций. Уже комбинация мутантного гена с его нормальным аллеломорфом далеко не всегда обладает просто ослабленным выражением мутации. Нередко наблюдается качественно новое выражение гетерозиготы, и при этом по своей жизнеспособности гетерозигота иногда превышает не только мутанта, но и гомозиготную норму. Были также описаны разные мутации, которые в отдельности снижают жизнеспособность, а в определенных комбинациях дают повышение жизнеспособности по сравнению с исходной «нормой» (Kühn, 1935; Dobzhansky, 1937). Добжанским (Dobzhansky, 1959) была также установлена обратная возможность создания совершенно летальных комбинаций из генов, которые в отдельности не обнаруживают какого-либо вредного влияния («синтетические» летали). Таким образом, все яснее становится огромное значение разнообразного комбинирования мутаций. Эта возможность реализуется в полной мере только в особях, входящих в состав амфимиктических популяций.

С введением амфимиктического размножения устанавливается вообще новая структура популяции. Вместо обособленных линий, связанных лишь общностью происхождения, в популяции возникают новые связи между генерациями на основе непосредственного обмена субстанциями плазмы и ядра. Это означает уже известную степень интеграции. Диплоидия увеличивает возможности накопления и комбинирования мутаций и создает наиболее благоприятные условия для отбора сбалансированных сочетаний. Одновременное присутствие двух аллелей определенного гена дает возможность установления градаций в выражении мутаций. Взаимодействие аллелей, а также негомологичных генов в процессах клеточного метаболизма и индивидуального развития всего организма в целом ведет к разнообразным проявлениям мутаций и их комбинаций в фенотипах особей. В последних находит свое выражение, как уже подчеркивалось, не суммарный, а именно интегральный эффект суммирования мутаций.

С установлением диплоидности усложняется и генетическая система популяции. Накопление мутаций вследствие постоянного процесса мутирования, их распространение при половом размножении и элиминация при естественном отборе фенотипов ведут к установлению известного равновесия между этими процессами. Это означает поддержание концентрации мутантных генов в популяции на определенном уровне (Четвериков, 1926; Fisher, 1930; Дубинин, 1948; Dobzhansky, 1937).

Свободное скрещивание в панмиктической популяции ведет к равномерному распределению всех мутаций в гетерозиготном состоянии. Поэтому для популяции диплоидных организмов с двуполым размножением гетерозиготное состояние по всем мутантным генам является первичным. В этом состоянии они становятся объектом естественного отбора (Fisher, 1930).

Если выражение мутации неблагоприятно для жизни и размножения мутантных особей, то такие гетерозиготы либо полностью элиминируются, либо выражение мутации постепенно погашается в процессах комбинирования и естественного отбора наиболее жизнеспособных комбинаций. Тогда мутация становится рецессивной и сохраняется в популяции в составе скрытого резерва ее изменчивости. Если выражение в гетерозиготе хоть в какой-либо мере благоприятно, то оно усиливается в процессе отбора наиболее жизнеспособных комбинаций в данных условиях. Мутация становится доминантной, постепенно размножается, и, если при появлении гомозигот они также окажутся вполне приспособленными, она быстро завоюет популяцию и войдет в состав новой нормы. Если же гомозигота окажется менее жизнеспособной (что является почти общим правилом), так как ее генетический баланс и эпигенетические связи окажутся нарушенными, то интеграция становится невозможной. Мутация будет сохраняться в популяции только в гетерозиготном состоянии (таковы некоторые летали, полулетали и вообще многие известные мутации).

В большинстве случаев, однако, мутации имеют множество выражений, из которых, быть может, лишь одно оказывается положительным, а все другие — отрицательными. В процессе естественного отбора наиболее жизненных комбинаций положительные выражения могут стать доминантными, а отрицательные — рецессивными. В этом случае гомозиготные мутанты всегда оказываются менее приспособленными (жизнеспособными), так как в них проявляются все отрицательные выражения таких мутаций. Однако и бывшая норма вытесняется из популяции, так как она не обладает преимуществами гетерозиготной мутации. Гетерозигота оказывается в данных условиях более жизнеспособной, чем каждая из

гомозигот (Dobzhansky, 1959). Естественный отбор в его стабилизирующей форме будет поддерживать постоянную гетерозиготность особей данной популяции. Вместе с тем стабилизирующий отбор будет способствовать полной интеграции такой генетической системы и выработке наиболее надежного механизма индивидуального развития организмов, гетерозиготных по многим таким генам. Это означает достижение известной устойчивости системы морфогенетических корреляций развивающейся особи.

Теперь во многих случаях уже доказано, что гетерозиготные формы часто более устойчивы в самых разнообразных условиях существования, т. е. более стабильны (эврибионтны) и обладают более совершенными гомеостатическими механизмами (Dobzhansky, 1959, Lerner, 1954). Устойчивая «норма» высших животных гетерозиготна по очень многим генам, и в процессе их эволюции вырабатываются особые механизмы для поддержания постоянной гетерозиготности. Это достигается путем сопоставления в гомологичных хромосомах сбалансированных леталей (Muller, 1918) и вообще субвительных мутаций, взаимно дополняющих полигенных блоков (Mather, 1943), фиксированием некоторых перестроек (Dobzhansky, 1937), а у растений также апогамией или диплоидным партеногенезом (без мейоза).

Все сказанное относится к амфимиктическим «менделевским» популяциям. В случаях самоопыления или партеногенеза, а также при близкородственных скрещиваниях происходит гомозиготизация наследственного материала, и естественный отбор имеет тогда дело с популяцией разнообразных гомозиготных линий. Стабилизирующий отбор ведет лишь к сохранению наиболее устойчивых форм. За счет процесса мутирования возможно и появление новых форм и постепенное создание более устойчивого эпигенетического механизма развития гомозигот. Стабилизация генетической основы развития возможна лишь на пути установления наиболее совершенного баланса между неаллеломорфными генами. Результат этот диаметрально противоположен тому, что происходит в амфимиктических популяциях.

Популяция как элементарная эволюирующая единица обнаруживает, однако, не только определенность структуры, но и способность к саморегуляции своей численности, своей фенотипической и генетической структуры (генетический гомеостазис, Lerner, 1954), а также уровня своей стабильности и эволюционной пластичности (мобильности).

Численность популяции регулируется темпом размножения при данных условиях питания и истребления (Elton, 1957; Lack, 1954). Фенотипическое многообразие форм регулируется естественным отбором в зависимости от разнообразия условий существования. Генетическое многообразие поддерживается на определенном уровне совместным влиянием мутирования, скрещиваний и естественного отбора.

Гетерогенность популяции, а следовательно, и гетерозиготность большинства особей поддерживается первоначально разнообразием условий существования, локальными, сезонными (Timofeef-Ressovsky, 1939, 1940) и случайными уклонениями в этих условиях. Во всех этих частных условиях какой-либо из вариантов имеет свои преимущества, и это может привести к выработке устойчивого полиморфизма (гетероморфизма). Концентрация отдельных форм определяется тогда, при свободном их распределении, распространенностью локальных и случайных уклонений (Dobzhansky, 1951, 1959). Однако и сама концентрация определенной формы может быть предметом естественного отбора, независимо от индивидуальных качеств отдельных вариантов. Так, редкая и менее устой-

чивая форма может иметь преимущества перед обычной, так как не привлекает к себе внимания хищников, которые охотятся в основном за привычной добычей (Кэйн и Шеппард, по Sheppard, 1959). Тогда устанавливается некоторая невысокая, но постоянная концентрация более редкой формы. В случае, если особи, гетерозиготные по каким-либо генам, имеют некоторые частные (хотя бы в локальных или сезонных условиях) преимущества перед гомозиготами, то это также будет поддерживать существование устойчивого гетероморфизма (полиморфизма) в популяции (Ford, 1945).

Оптимальный уровень стабильности и эволюционной мобильности достигается действием стабилизирующей формы естественного отбора на основе индивидуальной элиминации менее устойчивых особей и межгруппового состязания в пределах популяции и всего вида в целом. Именно межгрупповое состязание и групповой отбор ведут к установлению оптимальных в данных условиях соотношений между основными факторами эволюции — мутабильностью, формами и темпом размножения, а также формами полиморфизма и генетическим механизмом его поддержания на оптимальном уровне.

Генетический механизм поддержания устойчивого полиморфизма может быть очень прост, но может достигать и большой сложности (Ford, 1945; Hovanitz, 1953). Наиболее прост механизм поддержания диморфизма или триморфизма при различиях в одной паре аллеломорфных генов (окраска богомолов *Mantis religiosa*). Почти так же прост механизм поддержания диморфизма с помощью блока тесно сцепленных генов. При условии перекрестного оплодотворения он может поддерживать обе формы на уровне 50% всей популяции (гетеростилия первоцвета *Primula*). Сюда относится и наиболее простой и обычный механизм определения полового диморфизма. Более сложные виды полиморфизма определяются несколькими независимыми генами (кобылки *Paratettix,* мимикрирующие самки *Papillio polites*). Изменение численных соотношений против ожидаемых связано с различным селекционным значением отдельных форм. Их численность может регулироваться и включением леталей, уничтожающих одну из гомозигот. Если гетерозигота имеет селекционное преимущество перед обеими гомозиготами, то численное соотношение форм зависит от различий в селекционном значении между обеими гомозиготами. При максимальном различии, когда одна из гомозигот нежизнеспособна или полностью уничтожается, концентрация гетерозиготной формы может приближаться к насыщению популяции, и она близка к мономорфизму, при минимальных различиях между гомозиготами она приближается к 50% и полиморфизм популяции достигает максимального выражения.

Действием стабилизирующей формы естественного отбора при преобладании случайных уклонений во внешних факторах устанавливаются регуляторные механизмы индивидуального развития гетерозиготной нормы. В этом случае и сам стабилизирующий отбор становится механизмом, поддерживающим не только стабильность, но и оптимальную гетерозиготность особей данной популяции (Lerner, 1954). У животных, активно мигрирующих и подыскивающих себе подходящую среду для обитания, большое значение приобретают устойчивость единой приспособленной нормы и наличие легко обратимых физиологических регуляций. Такие популяции становятся при большом многообразии их генетического состава все же фенотипически однородными (мономорфными). Наличие регуляторных механизмов онтогенеза несет с собой дальнейшие возможности накопления мутаций в скрытом виде, и это ведет к прогрессивному усложнению генетической структуры популяции.

Так, мутабильность, половой процесс, диплоидность и панмиксия вместе со стабилизирующей формой естественного отбора ведут к созданию оптимальных условий накопления наследственных изменений, их комбинирования и интеграции не только в особях, но и в популяциях. Создаются сбалансированные наследственные сочетания в особях и устойчивые генетические системы в популяциях (Darlington, 1958). Последние обладают известным резервом наследственной изменчивости, свободно используемым к качестве материала при всех эволюционных преобразованиях. Кроме того, и сама мутабильность подвержена наследственным изменениям и также поддерживается действием естественного отбора на оптимальном для данных условий уровне, что ведет к регуляции самой мобильности популяций (Берг, 1948).

В результате всех этих процессов при нередко видимой однородности фенотипов создается сочетание стабильности индивидуального развития со стабильностью весьма сложной, но скрытой генетической структуры популяции. В обоих случаях эта стабильность основана на существовании регуляторных механизмов (гомеостат), обеспечивающих согласованное изменение данной системы при изменении условий ее существования. Поэтому *стабильность особи сочетается с ее приспособительной реактивностью, а стабильность структуры популяции — с ее исключительной эволюционной мобильностью*. Устойчивость для данного момента и данных условий сочетается с максимальной пластичностью при изменении этих условий в пространстве и во времени.

Регулирующий механизм в системе популяции и вида в целом поддерживается существованием скрытого резерва наследственной изменчивости. Последний является таким же «запасом», обеспечивающим возможность защитной реакции, как и забуференность физиологических «норм», и защитные механизмы формообразовательных процессов.

Все регуляторные механизмы как выражение высшей степени интеграции увеличивают устойчивость данной системы. Это имеет исключительное значение в борьбе за существование в условиях всегда колеблющихся факторов внешней среды. Нельзя не подчеркнуть еще раз значение регулирующих механизмов онтогенеза (developmental homeorhesis), обеспечивающих развитие нормального фенотипа в самых разнообразных физических условиях. Это значение состоит не только в поддержании приспособленности и жизнеспособности особей, устойчивости популяции и жизни вида в целом. Регулирующие механизмы онтогенеза создают очень благоприятные условия для прогрессивной эволюции. Если они связываются с высокой индивидуальной приспособляемостью организма к внешним условиям, то это не только увеличивает устойчивость популяции, но и ставит ее в более благоприятное положение при более радикальных изменениях во внешней среде. Если эти изменения среды приобретают характер постоянного изменения, то и приспособительные изменения организма (конкретные модификации) неизбежно фиксируются в результате действия стабилизирующей формы отбора в качестве нового организационного признака (Шмальгаузен, 1941, 1946; Waddington, 1957).

Регуляторные механизмы ведут, таким образом, к непосредственному включению конкретных модификационных изменений в русло эволюционных преобразований организации. Вместе с тем они способствуют накоплению и интеграции соответствующих наследственных изменений в особях, популяциях и видах, создавая тем самым благоприятную основу для дальнейшего действия естественного отбора. Они определяют устойчивое равновесие генетической структуры популяций

при данных условиях существования и чрезвычайную ее подвижность при изменении этих условий (Lerner, 1954). Защитные механизмы индивидуального существования ведут также к тому, что видимые проявления мутаций ограничиваются в большинстве лишь немногими признаками и не затрагивают более существенных черт организации. Развитие последних оказывается забуференным соответственно их значимости для жизни особи во всех условиях ее реального существования.

Таким образом, сама мутационная изменчивость сдерживается в своих проявлениях некоторыми допустимыми в данных условиях пределами. Последние определяются возможностью переживания в некоторых, хотя бы и редких, условиях изменчивой внешней среды. Не только мутабильность в ее количественном выражении, но и все ее явные проявления оказываются под контролем естественного отбора в условиях данного биогеоценоза, т. е. определяются соотношениями между популяцией и системой биогеоценоза, в которую входит данная популяция. Совершенство защитных и регулирующих механизмов индивидуального развития ведет, с одной стороны, к свободному накоплению множества мутаций без каких-либо вредных последствий для отдельных особей и, с другой стороны, к новой организации наследственного резерва изменчивости и к новому механизму отбора таких изменений. Отдельные мутации теряют при этом какое-либо непосредственное значение. Они низводятся до уровня модификаторов. В борьбе за существование оценивается теперь только интегральный эффект индивидуальных комбинаций.

Под действием стабилизирующего отбора создаются регулирующие механизмы развития особей, а следовательно, и всех типичных форм полиморфной популяции. Стабильность в развитии различных генетических форм (в частности, гетерозиготных) означает поддержание установившегося полиморфизма, т. е. определенной структуры популяции. Таким образом, индивидуальная стабильность организации с неизбежностью влечет за собой и устойчивость структуры популяции, и наличие механизмов, обеспечивающих поддержание этой структуры (genetic homeostasis, Lerner, 1954). С другой стороны, и групповой отбор ведет к поддержанию популяций на известном уровне их устойчивости. Это означает, однако, поддержание внутривидовой дифференциации и, следовательно, структуры высших систем — рас и видов — также на определенном уровне, т. е. наличие гомеостатического механизма и внутри политипического вида в целом (specific homeostasis).

ИНТЕГРАЦИЯ В СИСТЕМЕ ВИДА

В процессе расселения особей определенного вида происходит распадение его на более или менее обособленные популяции. В условиях частичной пространственной или экологической изоляции некоторых популяций вид дифференцируется на расы и подвиды. Такие подразделения имеют также значение надындивидуальных биологических систем. Они характеризуются определенной структурой и гомеостатическим механизмом ее поддержания. Определенность структуры связана с закономерным распределением по биотопам при локальных различиях в условиях жизни и размножения. Она поддерживается мутированием, индивидуальным и групповым естественным отбором. Целостность таких систем поддерживается панмиксией, как и в популяциях, а границы определяются географической или экологической изоляцией (Rensch, 1929; Mayr, 1942).

Однако основной таксономической единицей и вместе с тем наиболее интегрированной надындивидуальной системой является вид. В виде имеется, несомненно, важнейшая и притом вполне целостная, обычно ясно отграниченная биологическая система. Ее целостность поддерживается панмиксией, границы — генетической и физиологической изоляцией. Определенность структуры связана с географическим распределением его подразделений, с распределением по экологическим нишам и с соответствующими различиями в условиях жизни и размножения.

Если для популяций характерно совершенно свободное скрещивание между ее особями, для вида в целом не менее характерно более или менее значительное ограничение панмиксии вследствие наличия топографических, экологических и сезонных барьеров для свободного скрещивания. Все же целостность амфимиктического вида определяется не только общностью происхождения и морфофизиологическим сходством ее особей, но и систематическим скрещиванием в результате более или менее частого обмена мигрантами.

Вид в целом отличается от популяции и по своей структуре. Для популяции характерна дифференциация, выражающаяся в генетическом полиморфизме (гетероморфизме), при котором особь любой формы свободно скрещивается с особями других форм и вновь воспроизводит особей разных форм без каких-либо ограничений. Этим и поддерживается установившийся полиморфизм. Для вида в целом, кроме этого полиморфизма, который может различаться в разных популяциях, характерна другая дифференциация форм, связанная с ограничением панмиксии, т. е. с наличием указанных барьеров. Уже небольшое экологическое расхождение приведет к углублению различий между популяциями. Расселение по известной территории всегда означает топографическое обособление популяций, дальнейшее ограничение скрещиваний и возникновение географических рас и подвидов (Timofeef-Ressovsky, 1939; Dobzhansky, 1937). Монотипический вид при этом превращается в дифференцированный «политипический» вид (Rensch, 1929; Mayr, 1942). «Политипия» всегда есть результат эволюции в условиях относительной изоляции, но в основе ее развития лежит все же внутрипопуляционный полиморфизм, который перестраивается соответственно локальным условиям существования.

Между полуизолированными популяциями неизбежно устанавливается межгрупповое соревнование, ведущее через вытеснение одних групп другими к прогрессивной эволюции всей системы в целом. Если эволюция популяции определяется соревнованием и избирательной элиминацией ее особей, то *эволюция всего вида в целом* определяется не суммативно эволюцией отдельных популяций, а является *интегральным эффектом межпопуляционных взаимоотношений* с соревнованием и вытеснением целых групп — популяций, рас и подвидов.

При изменении в условиях существования в каждой популяции отбираются наиболее приспособленные и устойчивые особи, а в межгрупповом соревновании всегда побеждают наиболее мобильные популяции. Это ведет к прогрессивному развитию способов адаптации, к развитию гомеостатических систем и к совершенствованию самого механизма эволюции. В частности, именно на основе межгруппового соревнования и группового естественного отбора создаются оптимальные для данных условий уровни мутабильности и величины резерва наследственной изменчивости, форм размножения и обмена наследственными факторами, числа и организации хромосом, степени сцепления и регуляции перекреста (crossing — over), выражений генетического

и модификационного полиморфизма, регуляции соотношений между разными полами и между возрастными формами, длительности жизни и ее этапов, плодовитости и скорости смены поколений и многие другие черты организации, характеризующие эволюционную пластичность (мобильность) надындивидуальных биологических систем в пределах вида (т. е. популяций, рас, подвидов и видов в целом).

В результате всех противоречивых процессов, характеризующих конкретные формы индивидуальной и межгрупповой борьбы за существование, при установившихся условиях существования и их распределении в пространстве устанавливается и определенная структура всего вида в целом, и механизмы, поддерживающие известное постоянство этой структуры.

Один из важнейших механизмов регуляции состава популяции и вида — поддержание численного соотношения полов. Генетический механизм этой регуляции иногда очень прост и определяется простым расщеплением блока сцепленных факторов, локализованных в половой хромосоме (по типу *XX* и *XY*). Это дает обычное соотношение 50% каждого пола. У многих животных численное соотношение полов определяется при наличии того же механизма несколько сложнее, именно балансом факторов, локализованных в половых хромосомах и аутосомах. Возможен и геномный механизм определения пола целым набором хромосом (перепончатокрылые). Наконец, участие эпигенетических факторов реализации половых признаков делает возможным и переопределение пола, и изменение численных соотношений между полами. Последнее может регулироваться и естественным отбором при разной жизнеспособности гамет или зигот. Все эти механизмы определяют типичное для данного вида соотношение полов, а вместе с эпигенетическими факторами и внешнее выражение полового диморфизма.

Целостность политипического вида поддерживается обменом мигрантами. Прекращение скрещиваний при расхождении продуктов дифференциации (географических и экологических рас) означает дезинтеграцию — распад старого вида и становление новых.

Дифференциация и интеграция биологических систем достигают высшего уровня в организации особи. Однако жизнь особи ограничена во времени. Эволюция же безгранична и разыгрывается в надындивидуальных системах — популяциях, расах и видах. В процессе эволюции перестраиваются не только индивидуальные организмы, но и эти надындивидуальные системы. И в них можно установить процессы прогрессирующей дифференциации и интеграции. Однако на уровне сформирования политипического вида дальнейшая интеграция прекращается, а продолжающаяся дифференциация (расхождение) ведет к возрастающему многообразию органических форм.

ИНТЕГРАЦИЯ В СИСТЕМЕ БИОЦЕНОЗА

Разнообразные органические формы, выделившиеся как самостоятельные виды, неизбежно сталкиваются между собой на одном и том же пространстве, и это ведёт к разделению сфер влияния — захвату самых разнообразных экологических ниш и совместному существованию разных видов в определенных биотопах. Таким образом создаются более сложные синтетические биологические системы — биоценозы. Эти комплексные системы дифференцируются далее и получают определённую довольно устойчивую структуру. Эта структура определяется

распределением видов и рас по экологическим нишам, условиями их жизни и размножения. Основным фактором, поддерживающим целостность биоценоза, т. е. интегрирующим фактором, являются здесь главным образом пищевые взаимоотношения (Elton, 1957). Активная регуляция структуры биоценоза осуществляется посредством межвидовой борьбы за существование (истребляемости, конкуренции и соревнования) при потенциально безграничной размножаемости, являющейся в данном случае, так же как и возможность викарного питания, эффективным защитным механизмом для каждой группы организмов.

Механизмы поддержания равновесия в биогеоценозе имеют характер замкнутого цикла с отрицательной обратной связью. Увеличение численности данной популяции ведёт к усиленному потреблению жизненных средств и ухудшению условий питания. В результате этого размножение сокращается, численность популяции падает, а это в свою очередь ведёт к восстановлению запасов жизненных средств. Это — простейший цикл регуляции. Он усложняется по мере включения других циклов авторегуляции. Увеличение численности определённого вида стимулирует размножение истребляющих его хищников, а также паразитов. Увеличение численности хищников и паразитов сокращает численность особей используемого ими вида. Уменьшение же численности последнего влечёт за собой подавление размножения хищников и паразитов, а это в свою очередь стимулирует размножение особей первого вида и т. д. (Elton, 1957; Кашкаров, 1938; Северцов, 1941). Таким образом поддерживается в среднем некоторое состояние равновесия (биоценотический гомеостазис). Так как регуляция осуществляется здесь с помощью процесса размножения и, следовательно, сказывается не раньше чем в следующем поколении, то реакция каждый раз запаздывает. Это запаздывание означает воздействие на популяцию в другой фазе ее изменений (с большей или меньшей численностью). Происходит либо сложение, либо вычитание эффектов воздействия, и в результате этого — периодические колебания численности, которые при суммировании нескольких таких воздействий могут принять характер вспышек массового размножения, чередующихся с периодами почти полного уничтожения (в технических системах регулирования запаздывание в передаче сигнала также ведет к колебаниям и иногда резким возмущениям на выходе системы). Возможность использования укрытий, возрастающая при малочисленности истребляемого вида, а также возможность викарного питания как для хищника, так и для жертвы являются дальнейшими средствами регуляции численных соотношений, которые могут привести к нивелированию указанных колебаний. Пищевые связи в биогеоценозах, конечно, не ограничиваются указанной простой схемой. Они включают истребление самих хищников, явления сверхпаразитизма, симбиоз и другие взаимоотношения, которые все, однако, ведут к авторегуляции установившейся структуры биоценоза.

Движущими силами, регулирующими структуру, а следовательно, и эволюцию целых биоценозов, являются и здесь внутренние взаимоотношения между элементами биоценоза. В этом эволюционном процессе широкого масштаба перестраиваются постепенно флора и фауна — вся жизнь как в воздушной, так и в водной среде, как на суше — материках и островах, так и в морях и океанах.

В основе всех этих преобразований лежит, однако, эволюция наиболее интегрированных систем — организмов как индивидуальных представителей видов. Эволюция организмов представляет собой определенно направленный и, следовательно, регулируемый процесс, закономерности ко-

торого были вскрыты Дарвином. Поэтому, разобрав некоторые детали, касающиеся регуляции эволюционного процесса, мы не должны забывать и основного — того, что в процессе эволюции в целом осуществляется ее регуляция через посредство последовательного контроля качества отдельных особей (фенотипов) данного вида в биогеоценозах, элиминации особей, менее в данных условиях успевающих, и естественного отбора и размножения особей (и, следовательно, генотипов), выдержавших все испытания на всех этапах их индивидуального развития и жизни. Защитным (буферным) механизмом является при этой регуляции для каждого вида организмов его потенциальная размножаемость в условиях панмиксии, а также резерв наследственной изменчивости и возможная мутабильность. Этот механизм регуляции эволюционного процесса дополняется еще межгрупповым соревнованием форм и популяций в скорости приспособления к меняющимся условиям существования. При этом селекционное преимущество неизменно оказывается на стороне высокомобильных популяций особей с наиболее развитыми регуляторными механизмами. Это ведет к дальнейшему прогрессу таких механизмов.

САМОРЕГУЛЯЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Все биологические системы являются ограниченно открытыми системами. Входные каналы, связывающие их с внешней средой, специализированы и находятся под контролем самих биологических систем. Они служат путями информации о состоянии внешней среды. Именно это и дает возможность адаптивного реагирования и регуляции всей структуры. Подчеркнем при этом, что все регуляторные процессы осуществляются всегда за счет сил, действующих внутри данной системы: метаболизма под влиянием нуклеопротеидов ядра и комплекса энзимов внутри клетки, физиологических и формообразовательных взаимодействий внутри особи, естественного отбора особей внутри популяции и отбора популяций внутри вида в целом, а также отбора видов внутри биоценоза. Следовательно, биологическая регуляция есть всегда саморегуляция, и это обстоятельство уже само указывает на организацию внутренних взаимозависимостей, т. е. на интегрированность данной биологической системы.

Биологические системы — клетка, многоклеточный организм, популяция, раса, подвид, вид — образуют единый ряд взаимосвязанных, иерархически подчиненных единиц. Исторические изменения этих систем поэтому всегда взаимообусловлены. Наиболее существенные и притом первичные процессы эволюционных преобразований протекают, как мы видели, в популяции, которую мы назвали элементарной эволюирующей единицей. Эти процессы определяются взаимодействием с высшей, синтетической системой — биоценозом. И биоценоз не является замкнутой системой — он связан с внешней средой многочисленными каналами и образует вместе с ней единство, которое мы называем вслед за В. Н. Сукачевым (1945) биогеоценозом. Поэтому, хотя биоценоз, как и популяция, обладает внутренним механизмом саморегуляции и поддержания постоянства своей структуры в данных условиях существования, это, конечно, не означает сохранения этой структуры неизменной при изменении жизненных условий. Наоборот, вместе с изменением условий существования и биоценоз находится в состоянии непрерывной перестройки.

Однако и в исторических преобразованиях проявляется действие тех же гомеостатических механизмов и сама эволюция оказывается регулируемым процессом непрерывной адаптации. В целом регулирующий механизм эволюции популяции (Шмальгаузен, 1958а) может быть представлен в виде следующего цикла:

1. Борьба за существование внутри биогеоценоза. Воздействие биогеоценоза на популяцию путем прямого и косвенного истребления ее особей (входной канал связи).

2. Сравнительная оценка вариантов, т. е. фенотипов, при этом истреблении и в их дальнейшем размножении. Естественный отбор фенотипов внутри популяции (преобразование популяции, а следовательно, и ее наследственной структуры).

3. Спаривание и размножение отобранных особей. Увеличение концентрации соответствующих генов в популяции (передача и усиление прямой, т. е. наследственной, информации).

4. Индивидуальное развитие по унаследованной программе с прямой регуляцией. Реализация фенотипов (преобразование наследственной информации в обратную, фенотипическую).

5. Воздействие популяции на биогеоценоз путем захвата жизненных средств (выходной канал связи со средой, несущий информацию о состоянии популяции через активную жизнедеятельность ее особей). Борьба за существование внутри биогеоценоза (контроль).

Регуляция эволюционного процесса осуществляется, таким образом, внутри системы популяции путем естественного отбора вариантов (сигналов) на основании их сравнительной оценки в биогеоценозе. Это означает наличие входной связи со средой. Результат регуляции передается через посредство сигналов наследственного кода половых клеток, усиливается в процессе размножения и преобразуется в сигналы обратной информации (фенотипы), поступающие в биогеоценоз по выходному каналу связи для контроля исполнения (фенотипов).

Таким образом, элементарный цикл эволюционных преобразований популяции может быть представлен следующим образом:

Кибернетическая схема регуляции эволюционного процесса

Контроль | **Преобразование** | **Усиление**

Воздействие биогеоценоза на популяцию (элиминация)

Естественный отбор в популяции — Наследственная информация

Размножение отобранных вариантов

Вход →

Борьба за существование в биогеоценозе

Воздействие популяции на биогеоценоз (захват жизненных средств)

← Выход — Обратная связь через фенотипы

Индивидуальное преобразование по унаследованной программе с регуляцией

Этот «кибернетический» цикл является лишь перефразировкой дарвиновского понимания эволюции. Применение понятий кибернетики по-

зволяет, однако, внести большую ясность в понимание отдельных звеньев этого цикла и в особенности в определении места, занимаемого «борьбой за существование» как сложной системой контроля, в расчленении этого понятия и в количественной оценке многообразия форм как материала для естественного отбора.

Обратим особое внимание на то обстоятельство, что регуляция эволюционного процесса осуществляется посредством циклического механизма с обратной связью на основе сопоставления полученных результатов (фенотипов) в реальных условиях существования популяции (т. е. в биогеоценозах). Сравнительная оценка особей завершается естественным отбором, что вместе с половым процессом ведет к преобразованию генетической структуры популяции.

Оценка новых фенотипов может быть положительной, и это ведет к их размножению, т. е. к увеличению концентрации соответствующих генов в популяции, а вместе с тем к суммированию и нарастанию их фенотипического эффекта в особях следующих поколений. Это — движущая форма естественного отбора. Оценка новых фенотипов может быть и отрицательной. Это ведет к их элиминации, к уменьшению концентрации соответствующих генов в популяции и к вычитанию их фенотипического эффекта. Это означает кажущееся возвращение к установившемуся фенотипу, т. е. стабилизирующую форму естественного отбора, поддерживающую устойчивость онтогенезов, фенотипов и всей структуры популяции.

В эволюции конкретных биологических систем движущая и стабилизирующая формы отбора не исключают друг друга. Наоборот, они всегда взаимодействуют. Однако в известных условиях преобладает либо одна, либо другая форма естественного отбора. Кроме этого, преобразование в одних признаках организации может сопровождаться нормализацией других признаков и стабилизацией всего механизма индивидуального развития.

Движущая форма естественного отбора, т. е. регуляция с положительной обратной связью, характерна для саморазвивающейся системы в условиях адаптации к изменению в соотношениях с внешней средой (биогеоценозом).

Стабилизирующая форма естественного отбора, т. е. регуляция с отрицательной обратной связью, характерна для системы, достигающей стационарного состояния при данных условиях существования.

Эволюция организмов не исчерпывается, как мы видели, эволюционными преобразованиями отдельных популяций. В эволюции вида выражается не суммативный, а интегральный эффект преобразования популяций. В межгрупповом соревновании выявляются качественные и количественные показатели процессов адаптации различных популяций, которые оцениваются в групповом естественном отборе. Таким образом, над элементарным циклом эволюционных преобразований популяций имеется надстройка в виде более широкого цикла преобразований, охватывающих весь вид в целом. Здесь контролируется общий результат самого эволюционного процесса (и, в частности, его скорость), протекающего в отдельных популяциях. Это ведет через отбор наиболее преуспевающих популяций к регуляции качеств эволюционных преобразований в системе вида.

Таким образом, **эволюция всего вида в целом протекает в самонастраивающейся системе**, состоящей из элементарных циклов регуляции в каждой популяции (а также расе, подвиде) и общей регулирующей надстройки в системе вида. Обратная информа-

ция о качестве преобразования дается в этом случае уже не отдельными фенотипами, а целыми популяциями особей. Основной мерой оценки является способность к расселению и вытеснению других популяций. Прямая информация дается генетической структурой преуспевающих популяций, которая передается и усиливается в процессах расселения и размножения, а преобразуется путем индивидуального и группового естественного отбора.

Во всех биологических системах имеется всегда взаимодействие разных циклов регуляции, ведущее к саморазвитию системы соответственно данным условиям существования. При достижении оптимальных соотношений меняется относительная оценка приспособленной нормы и уклонений от этой нормы. Если все уклонения получают отрицательную оценку в биогеоценозе, то это означает установление отрицательной обратной связи в соответствующем цикле регуляции (т. е. стабилизирующий отбор). Это может привести к более или менее длительному стационарному состоянию данной системы при установившихся условиях существования. Для популяции это означает установление определенной генетической структуры, в том числе разных форм сбалансированного полиморфизма. Для вида в целом это означает поддержание его более или менее сложного строения, включающего как экологические, так и топографические выражения политипии. Для биоценоза это означает установление и поддержание его гетерогенного состава и сложившихся соотношений (в том числе пищевых) между его компонентами. При изменении условий существования стационарное состояние, конечно, нарушается, происходит переоценка нормы и вариантов, а следовательно, и новое преобразование (движущая форма естественного отбора), т. е. дальнейшее саморазвитие данных систем (в первую очередь изменение соотношений в биогеоценозе и перестройка генетической структуры популяции).

ИНТЕГРАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ЭВОЛЮЦИЯ САМОГО МЕХАНИЗМА ЭВОЛЮЦИИ

За сто лет своего существования, борьбы и окончательного утверждения в науке теория Дарвина пережила многие попытки ее опровержения, преобразования или полного извращения. Все эти попытки закончились возвратом к исходной концепции Дарвина «о борьбе за существование» в виде индивидуального и группового соревнования и естественного отбора особей и групп, обладающих какими-либо преимуществами в этой борьбе. Однако содержание дарвиновских понятий за это время чрезвычайно обогатилось, их границы яснее оформились, и вместе с тем выявилась необходимость их дальнейшего расчленения. Более детальный анализ факторов эволюции показал вместе с тем не только их многообразие, но и определенные изменения их выражения и значения в процессе самой эволюции.

Исторический путь развития теории Дарвина состоял из краткого периода теоретических дискуссий во второй половине прошлого века и последовавшего затем периода экспериментального изучения явлений наследственности и изменчивости, а также движущих сил эволюции. Это привело к постепенному вскрытию сначала простых, а затем все более сложных механизмов.

В теории Дарвина были слабые места, и это, конечно, не могло не дать повода для дискуссий. Основная трудность заключалась в общепринятом тогда представлении о поглощающем влиянии скрещивания,

которое должно было бы приводить к растворению любого нового приобретения в организации потомков. Только открытие законов Менделя устранило это затруднение. Однако это же открытие, так же как открытие мутаций энотеры де Фризом, привело и к переоценке значения отдельных изменений. Мутационная теория видела возникновение нового именно в мутациях. Естественный отбор будто бы не создает новые формы, а лишь выдает им путевки в жизнь. Казалось, что при разнообразных условиях существования данного вида организмов многие его мутации могут оказаться вполне жизнеспособными или даже в выигрышном положении в той или иной частной обстановке. Таким образом, возникла теория преадаптации (Кэно) как логическое завершение мутационной теории. Она и в настоящее время разделяется многими генетиками.

В мутационной теории была создана очень простая схема эволюционного процесса. Эта простая схема действительно оправдывается, но только в применении к простейшим формам современной жизни — к вирусам, бактериям и дрожжевым грибкам. Такой простой механизм эволюции может привести к заметным результатам только при быстрой смене поколений и огромных числах гибели особей.

Исследования последних десятилетий показали, что прогрессивная эволюция обеспечивается гораздо более сложным и совершенным механизмом. Начальной основой этого механизма является половой процесс. Свободное скрещивание особей внутри популяции ведет к непрерывному обмену и перераспределению наследственного материала в последующих поколениях. Мутации не поглощаются, а распространяются в популяции и ведут, при участии естественного отбора, к организации сложной генетической системы популяции. Непрерывный процесс мутирования и перекомбинирования дает неисчерпаемый материал для естественного отбора благоприятных комбинаций. Выявляется, однако, и возможность накопления неблагоприятных мутаций и даже леталей, не имеющих вредного влияния в гетерозиготном состоянии. Создаются хорошо сбалансированные сочетания с ясно выраженным эффектом, который имеет в известных условиях существования адаптивное значение. Так, в результате естественного отбора в разнообразных условиях существования популяции в ней создается сложный, но дифференцированный резерв наследственной изменчивости в виде генетического полиморфизма (гетероморфизма). Внутрипопуляционный гетероморфизм имеет в разнообразных условиях жизни данного вида, несомненно, приспособительное значение, как это доказано уже во многих случаях, и в особенности для видов дрозофилы (Дубининым, Тимофеевым-Ресовским и Добжанским с их учениками). Вместе с тем этот гетероморфизм является и основным материалом для естественного отбора и эволюции. Популяция получает определенную структуру, которая поддерживается и регулируется соответственно оптимальному уровню адаптации всей популяции в целом (генетический гомеостазис, Lerner, 1954).

Механизм естественного отбора также усложняется. Естественный отбор имеет дело не с отдельными мутациями, а с интегральным выражением их комбинирования в виде оформившихся вполне жизнеспособных вариантов полиморфной популяции.

В процессе эволюции по мере отбора особей с более совершенными формами реагирования все время возрастает роль отдельных особей не только в жизни популяции, в ее размножении и расселении, но и в самой эволюции. Процессы индивидуального развития достигают большой сложности и согласованности (онтогенетическая интеграция) не только

в функциях отдельных частей, но и во взаимодействии развивающегося организма с меняющимися факторами внешней среды. Отбор особей с наиболее согласованными формами реагирования в разных условиях внешней среды ведет к созданию модификационного полиморфизма. Обратимость адаптивных морфогенетических реакций связана и с возникновением регулирующих механизмов онтогенеза. В условиях колеблющихся, т. е. случайных, изменений в факторах среды создаются и защитные механизмы, обеспечивающие развитие установившейся нормы при многих нарушениях обычных условий развития (не только внешних, но и внутренних факторов). Во многих случаях максимальная устойчивость онтогенеза и всей организации особей в условиях непостоянства внешних факторов связывается с некоторым оптимальным уровнем гетерозиготности. Онтогенез в известной мере автономизируется, и организация приспособленной нормы становится более устойчивой, т. е. стабилизируется. Вместе с тем создаются и условия для более свободного накопления мутаций и для их комбинирования.

Стабилизация фенотипа неизбежно ведет к фиксированию всех тех модификаций, которые получили положительное значение в обычных условиях существования. Это означает перестройку генетической основы приспособленной «нормы». Таким образом, модификационные изменения особей, основанные на отборе наиболее благоприятных форм реагирования в меняющихся условиях, ведут в свою очередь к преобразованию генетической структуры популяции. Благодаря деятельности стабилизирующей формы естественного отбора модификации приобретают иногда ведущее значение в дальнейшей эволюции.

Индивидуальная приспособляемость также меняет свои формы в процессе эволюции. Возрастает обратимость процессов адаптации. Труднообратимые морфогенетические реакции дополняются более легко и быстро обратимыми физиологическими реакциями (физиологический гомеостазис). Среди последних у животных приобретают особое значение реакции нервной системы, регулирующие не только функции всех органов, но и все поведение животного в зависимости от условий внешней среды. Все эти приспособления, повышая сопротивляемость организма, увеличивая активность в борьбе за существование, ведут и к повышению роли отдельной особи в процессе дальнейшей эволюции популяции и всего вида в целом. Естественный отбор имеет дело только с такими целостными особями, обладающими своей генетической структурой и имеющими за собой свой собственный путь индивидуального развития и свою глубоко индивидуальную историю жизни с ее непрерывной борьбой за жизненные ресурсы и со всевозможными препятствиями и опасностями в этой борьбе. Только всесторонняя оценка всех приобретенных свойств особи на протяжении всей ее жизни и даже после этого — в жизни ее потомства — является решающей в процессе естественного отбора, а следовательно, и в эволюции. Мы возвращаемся к воззрениям Дарвина о значении отбора наиболее успевающих особей. Однако представление о самих особях и механизме отбора неизмеримо усложнилось. Особь — не только индивидуальный вариант видовой организации, это и продукт, и неотделимая часть всей популяции. *Отдельная особь отражает историю всей популяции и всю сложность ее генетической структуры*, включающей и гомеостатические механизмы ее саморегуляции. Особь имеет и свою индивидуальную историю, и свои новоприобретения. Индивидуальные новоприобретения участвуют через отбор и половое размножение и в дальнейшей эволюции, однако далеко не в форме простого унаследования. Естественный отбор создает механизмы приспособительного реагирования, и он

же в своей стабилизирующей форме создает защитные и регуляторные механизмы, обеспечивающие реализацию жизненно важных приспособительных реакций независимо от возможных уклонений во внешних или внутренних факторах. Это означает установление более надежной генетической базы для этих реакций, т. е. их унаследование в известных условиях.

В процессе эволюции усложняется не только строение и форма реагирования отдельных особей. Усложняется генетическая и морфофизиологическая структура всей популяции и развиваются регулирующие ее механизмы. Эта регуляция осуществляется во взаимодействии с внешней средой, т. е. с факторами биогеоценоза. Популяция представляет собой лишь элементарную эволюирующую единицу. Основным объектом исторических изменений является вид в целом. Эволюция вида определяется, однако, не суммативно эволюцией его популяций. Она представляет интегральный результат соревнования популяций в качестве и скорости эволюции и сопровождается распространением одних и вытеснением других популяций. Таким образом, и отбор выражается здесь в новой форме группового отбора, который также может иметь стабилизирующий характер. Эволюция популяций протекает только в биогеоценозах. Последние являются основной экологической единицей, структура которой определяется взаимодействием всех ее элементов, а следовательно, и численностью, и структурой всех составляющих ее популяций. Только при определенных соотношениях всех компонентов, биогеоценоза возможно и поддержание определенной структуры популяций и биогеоценоз является хотя и гетерогенной, синтетической, но все же целостной системой со своими механизмами регуляции случайных, периодических и исторических изменений своего состава и строения.

Созданием *целой градации регулирующих механизмов* — в особях, популяциях и видах, а также в целых биоценозах — взаимоотношения между организмами и средой не только усложняются, но и упорядочиваются. И процесс эволюции, начавшийся со случайных столкновений в хаосе молекулярных явлений, при самых элементарных формах отбора постепенно усложнялся, упорядочивался, совершенствовался и ускорялся. Дифференциация разнообразных единиц жизни всегда дополнялась интеграцией, а последняя получала свое высшее выражение в развитии регуляторных механизмов.

Интеграция структур и функций вела к установлению определенной организации, к согласованности и целостности реакций. Регулирующие механизмы обеспечивали нормальное осуществление этих реакций в разнообразной, изменчивой обстановке. Это всегда повышало *значение всех биологических систем* и прежде всего особей *как в жизни, так и в эволюции*. В результате эволюционный процесс совершенствовался не только в путях своей реализации и в темпах. Он становился и все более экономичным, все более безошибочно и всесторонне оценивая достоинства каждой отдельной особи.

О ДЕТЕРМИНИЗМЕ И СТАТИСТИЧЕСКИХ ЗАКОНАХ В УЧЕНИИ О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

В последних номерах «Ботанического журнала» появились две статьи, имеющие широкий общетеоретический интерес. Я имею в виду статью А. Л. Тахтаджяна (1957), посвященную статистической природе эволюционного процесса, и статью И. Т. Фролова (1958) о диалектико-материалистическом детерминизме. Последняя содержит в значительной части критику первой статьи. Так как эта критика касается вопросов об источниках, сущности и закономерностях наследственных изменений, которые в этих статьях не освещены достаточно полно, мне представляется желательным дать некоторые дополнения по этим вопросам.

Прежде всего, мне хочется отметить как весьма положительную сторону корректную форму совершенно спокойной критики со стороны философа. Мы, биологи, от такой критики уже давно отвыкли. Между тем ясно, что только деловое обсуждение может привести к положительному результату как для биологии, так и для дальнейшего развития самой философии. До сих пор у нас такого сотрудничества не было.

Для плодотворности такого обсуждения мы, однако, не должны забывать, что не только биология, но и философия диалектического материализма строится только на прочно установленном фактическом материале. В отличие от выступлений других философов, И. Т. Фролов уже не обвиняет генетиков в том, что они верят в существование гипотетических, неизменных, первозданных генов. Однако он все же склонен приписывать генетикам представление, будто бы гены «полностью исключены из метаболизма клетки и организма в целом».

Вся первая половина статьи И. Т. Фролова дает очень хорошее изложение сущности диалектико-материалистического понимания детерминизма. Эта часть статьи будет очень полезна для биологов. Я не могу согласиться лишь со взглядами автора на значение определенной изменчивости Дарвина. Дарвин придавал основное значение неопределенной изменчивости, вопрос же о значении определенной изменчивости оставлял открытым, считая, что он «является на будущее самым важным вопросом». Это будущее уже настало и дало разрешение этого вопроса отнюдь не в том смысле, как этого ожидали биологи, называющие себя «мичуринцами». Обращаясь к вопросу о значении статистических закономерностей вообще, мне кажется, что *некоторый* упрек в абсолютизации статистического характера *всех* закономерностей А. Тахтаджяну сделать можно. Также можно возражать и против *абсолютной* случайности мутационных изменений (статистические закономерности — не просто суммарный результат закономерностей в единичных явлениях микромасштаба, но отражают и строение данной системы; в известных условиях системы они, в свою очередь, ведут к проявлению «динамических» закономерностей в единичных явлениях макромасштаба; связь меж-

ду динамическими и статистическими закономерностями представляется мне очень сложной, и я не думаю, что все динамические закономерности можно просто свести к статистическим. Пример Шредингера с часами является хорошей иллюстрацией сложности этих соотношений. Во всяком случае, случайные явления могут направляться в определенное русло организацией системы, ограничивающей их свободу и неопределенность. Несомненно, и в мутировании нет полной свободы. Она значительно ограничена организацией наследственного «кода», системой клетки и всего организма в целом. Поэтому и некоторая направленность мутирования вполне возможна (разная частота различных мутаций, редкость обратных мутаций, легкость накопления мутаций в некоторых направлениях). Это объясняется, очевидно, в значительной мере различиями в пороговом уровне, который необходимо преодолеть для химической перестройки различных генов.

Должен добавить, что эти небольшие замечания касаются только тех общих определений, которые А. Тахтаджян дает во вводной части своей статьи. Во всем остальном статья эта дает, на мой взгляд, безупречное освещение вопроса о значении статистических закономерностей для понимания эволюции и исчерпывающую критику ламаркизма.

Первые два раздела статьи И. Фролова я считаю, во всяком случае, также весьма положительным вкладом в философское рассмотрение биологических проблем.

Третий раздел статьи озаглавлен: «Противоречит ли диалектико-материалистическому детерминизму учение об адективной, приспособительной изменчивости?». Между тем биолога интересует прежде всего другой вопрос: не противоречит ли это учение фактам? Если же оно противоречит фактам, то тем самым его обсуждение становится совершенно беспредметным. В развитии науки и особенно естествознания общие рассуждения не имеют какой-либо ценности, если они не основаны на твердо установленном фактическом материале. Поэтому и усилия, направленные на поиски путей для того, чтобы можно было примирить воззрения «мичуринской» биологии с данными современной генетики, должны исходить из таких фактов.

Основным достижением генетики в текущем столетии является неопровержимое установление факта дискретности наследственных изменений. Более того, в своем огромном большинстве это точечные изменения, локализованные в хромосомах и не захватывающие даже соседнего гена. Как ни заманчиво, как ни правдоподобно предположение о химическом источнике обычных мутационных изменений, даже оно наталкивается поэтому на некоторые трудности. При наличии полигенов изменение касается всегда одного гена из всей системы однородных генов. Кроме того, новая мутация всегда возникает только в гетерозиготном состоянии, т. е. никогда не захватывает идентичного гена гомологической хромосомы. Нельзя не считаться с тем, что на молекулярном уровне организации специфика биологического уже теряется и вступают в силу законы химии и физики. Ген представляет, несомненно, наименьшую биологическую единицу наследственности. Химическое строение играет в нем уже ведущую роль при регуляции внутриядерных процессов синтеза. Поэтому и возможности изменения генов, т. е. мутации, определяются химической перестройкой молекул ДНК. Возможности такой перестройки молекулы определяются ее структурой. Эти изменения, очевидно, индуцируются внешними влияниями. Современные представления об источниках мутаций очень далеки от автогенеза и индетерминизма.

Случайность возникновения отдельных мутаций определяется именно малым масштабом действия внешних факторов, при котором на первый

план выступает единичное. При действии ионизирующей радиации и при «спонтанном» мутировании, о котором говорит Шредингер, это совершенно ясно. Однако и химические влияния, очевидно, сказываются только в таком же малом масштабе. Если бы такое влияние сказалось в изменении всей структуры молекул ДНК или даже в перестройке определенных ее радикалов, это дало бы летальный эффект. Поэтому и химическое влияние должно быть ограничено перемещением немногих пар оснований в молекуле ДНК в пределах одного гена, а это означает, что действующий агент сам представлен лишь отдельными молекулами, реакция которых случайно оказалась локализованной в одной части молекулы в одном только гене. Результат химического воздействия оказывается поэтому таким же единичным событием, как и другие мутации.

Представления о «квантовом скачке», характеризующем энергетическую суть таких внутримолекулярных перестроек, развитые Шредингером, никак нельзя считать порочными и автогенетическими. Из сказанного видно, что речь идет, конечно, не о «чистой» случайности, и естественный отбор вовсе не является при этом обязательно только фактором механической «канализации случайностей».

Приведенные автором расчеты о скорости эволюции на основе предполагаемой частоты возникновения полезных мутаций и возможности их суммирования не имеют реальной ценности. Эти расчеты произведены на основании примерной частоты больших мутаций (которые вообще не имеют значения в эволюции). Малые мутации встречаются неизмеримо чаще, и их накопление и комбинирование никак не требует миллиардов лет. Давление естественного отбора может очень быстро поднять их концентрацию до почти полного насыщения популяции. С этой стороны все трудности, стоявшие перед теорией Дарвина, можно считать совершенно устраненными (работы Р. Фишера и др.).

Автор пытается доказать ценность мичуринского представления о приспособительном характере изменчивости, которая будто бы реализуется через метаболизм, т. е. через усвоение новых компонентов внешней среды. Эти изменения, по автору, соответственны, т. е. адекватны. Возможности влияния необычных внешних факторов, однако, крайне ограничены наличием сложной системы регуляторных механизмов, не допускающих глубоких нарушений в жизненно важных процессах и ведущих к нейтрализации и удалению или иногда инактивации, связыванию и осаждению чуждых химических веществ. Значительные же нарушения, с которыми регуляторные механизмы не справляются, обычно летальны.

Все же нужно считаться с возможностью некоторого нарушения в процессах клеточного обмена. Эти нарушения могут сказаться на функциях ферментативного аппарата клетки и привести к образованию каких-либо ненормальных продуктов обмена. Это может оказать влияние на физиологические отправления организма, на его рост и развитие. Можно, наконец, допустить и какое-то временное влияние на процессы синтеза специфических белков, зависящие в основном от индивидуального строения молекул рибонуклеиновых кислот. При значительных нарушениях клеточного обмена и накоплении каких-либо сильнодействующих химических агентов можно допустить и какое-то изменение в молекуле РНК. Однако при первом же удалении чуждых химических продуктов из клеток и организма вновь начнется синтез неизменных молекул РНК, так как структура последних определяется строением молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Если же окажется затронутой и структура молекул ДНК, то это, как видно, окажется столь сложно опосредствованным изменением, что о его простой «адекватности» нельзя и думать. Это будет объективно случайное изменение, которое мы должны

назвать мутацией. Предположение о «тематической направленности» наследственных изменений не является научной гипотезой, так как не покоится на каких-либо фактах. Как вообще можно было бы представить себе включение в общий метаболизм организмов новых, но вполне определенных компонентов из внешней среды? Почему «в этом смысле изменчивость осуществляется адекватно, т. е. соответственно»? Нужно не только показать, как это может произойти, но и то, как это происходит в действительности. В этой связи автор очень удачно цитирует (стр. 809) слова Ленина о том, что «нужно исследовать и исследовать».

В дальнейшем изложении, отдавая дань современности, автор усиленно пользуется новым термином «информация». Как он правильно указывает, наследственность является продуктом тех условий, в которых организмы вынуждены осуществлять свою деятельность. По выражению автора, она является закодированным потоком «информаций», полученных организмами от этих условий.

Оказывается, однако, что эта «информация» собирается организмами в течение их индивидуальной жизни, накапливается и обеспечивает их регуляционные действия. Термин «информация» и аналогия с памятью никак не могут затушевать здесь самого обычного понимания унаследования приобретенных признаков. Все эти положения обязаны доказать те авторы, которые их выдвигают. Старая аналогия с памятью до сих пор не дала ничего положительного и, очевидно, ничего дать не может. Она не обнаружила эвристического значения.

Интересно, что рассуждения о значении наследственной информации следуют через несколько строк после примечания (стр. 809), в котором автор выражает свое отрицательное отношение к представлению о гене как «особой корпускуле, которая якобы локализована лишь в хромосомах половых клеток и, монопольно контролируя явление наследственности, полностью исключена из метаболизма клетки и организма в целом». Это совершенно ясно свидетельствует о недостаточном знакомстве автора с современным положением генетики. О монополии хромосом теперь не говорят, так как известную роль в передаче наследственных свойств может играть и плазма. Что гены локализованы лишь в хромосомах половых клеток, этого никто никогда не утверждал (даже Вейсман). Взгляд же на гены как на единицы, полностью исключенные из метаболизма клетки и организма в целом, может быть приписан генетикам только человеком, незнакомым с современным состоянием генетики и биохимии, так как именно гены и являются основными регуляторами синтеза белковых веществ (с помощью рибонуклеиновых кислот), а следовательно, и всего клеточного обмена.

Наконец, критическое отношение к самой корпускулярности материальной основы наследственности никак не может быть согласовано с применением термина «информация».

Дело в том, что термин «информация» имеет смысл только в связи с общей теорией информации. Последняя является статистической теорией, обобщающей законы передачи сообщений с помощью дискретных импульсов или знаков, которые могут комбинироваться. Таким образом, понятие «наследственная информация» включает признание корпускулярности наследственного материала как обязательную его характеристику. Применение термина «информация» при отрицании корпускулярности представляет собой противоречие, которое ни к чему, кроме путаницы, привести не может.

Все попытки доказать ценность представления об адекватном приспособительном характере изменчивости мало вяжутся с собственными высказываниями автора в первой части статьи. Статистическое исследо-

вание изучает причинно-следственную связь, опосредствованную через внутренние отношения, определяемые качеством объекта. Сложная совокупность связей не дает возможности вывести последующее состояние из предыдущего состояния системы с полной надежностью. Возможно лишь вероятностное решение. Так же и в конце статьи (стр. 810) И. Т. Фролов рассматривает «приспособительную изменчивость в качестве весьма сложного результата, который по большей части нельзя объяснить непосредственной детерминацией внешними условиями, но лишь сложной опосредствованной связью многих взаимодействующих факторов общей системы организм — среда с учетом внутренней специфики организмов». В этом ведь и вся суть: внешние факторы могут дойти до наследственного аппарата лишь через сложную систему взаимозависимостей в живом организме. Это опосредствование и дает возможность лишь вероятностного решения, что и выражается в случайностях мутационного процесса. Автор делает в дальнейшем некоторые уступки современности, признавая, что адекватность не предполагает полной однозначности, а в конце статьи старается смягчить представление об определенности наследственных реакций введением понятия неопределенности этой определенности, т. е. «вероятностных» решений. По мнению автора, это «не противоречит «мичуринскому» учению». Вся суть этого раздела статьи и состоит в том, чтобы доказать, что современные научные данные «не противоречат», т. е. что с ними можно как-то связать и представления «мичуринцев». Это — трудная и неблагодарная задача, так как факты явно не согласуются с представлениями «мичуринцев» и никакие компромиссы здесь помочь не могут.

В результате этой, во многом противоречивой, статьи автор формулирует, однако, свои выводы вновь в такой форме, что я лично готов подписаться почти под каждым его положением.

ЭВОЛЮЦИЯ В СВЕТЕ КИБЕРНЕТИКИ

Автоматически регулируемые устройства являются более или менее сложными системами, связанными с внешней средой с помощью входных и выходных каналов связи. Эти каналы находятся под контролем самой системы, органической частью которой является ее регулятор. Регуляция осуществляется внутренними силами системы и определяется ее устройством.

Так, например, простейший прибор термостат обладает входным каналом связи, по которому подается энергия (газ или электричество). Подача энергии контролируется регулятором на основе сопоставления фактической температуры прибора с заданной. Регулятор — органическая часть прибора (без регулятора это уже не термостат). Регуляция осуществляется внутренними силами соответственно устройству этого прибора.

Все живые существа способны к саморазвитию и к регуляции как внутренних соотношений, так и соотношений с факторами внешней среды. Живые существа объединяются в системы разного порядка, и всем этим системам свойственна способность к автоматической регуляции их состава и положения в окружающей среде.

Простейшей живой системой является клетка с ее миниатюрным, но очень сложным механизмом регуляции. Наиболее высокоорганизованную и целостную (интегрированную) систему представляет собой отдельная особь, обладающая своими каналами связи с внешней средой (дыхание, питание, выделение, органы чувств, железы, органы дыхания), находящимися под контролем самого организма. Особь характеризуется сложными внутренними связями частей и их соподчинением целому. Все эти связи определяют возможность регулируемого саморазвития и жизнедеятельности особи.

Сами особи объединяются между собой в системы, называемые населением, или популяцией. И популяции обладают своими внешними связями и внутренними взаимозависимостями, с помощью которых происходит регуляция их численности и состава.

Популяции разных видов объединяются в систему, называемую биоценозом. И биоценозы характеризуются определенными взаимоотношениями их элементов (главным образом пищевыми связями) между собой и с факторами неорганической среды. И они способны к саморегуляции своего состава и положения в среде.

Во всех этих случаях имеются свои внутренние механизмы регуляции, и для их изучения вполне применимы принципы и методы общего учения об управлении и регуляции, т. е. кибернетики. Эти методы имеют особое значение, так как допускают количественный учет многих явлений.

Применимость кибернетики в отношении клетки с ее кодом наследственной информации хорошо известна. Широкое применение получила

уже кибернетика в отношении физиологических регуляций организма и, в частности, при исследовании деятельности нервной системы. Менее известно, что кибернетика с успехом может быть приложена к процессам индивидуального развития. И, наконец, совсем еще не популярна возможность уяснить механизм эволюции в терминах кибернетики.

Элементарной единицей эволюционного процесса является популяция, т. е. совокупность особей определенного вида организмов, связанных общностью происхождения и жизненных потребностей, половыми связями и средствами размножения. Каждая популяция обладает известной численностью (с возможными периодическими и историческими изменениями) и определенной (для данного периода) наследственной структурой, которые поддерживаются на известном уровне соответственно условиям внешней среды. Это достигается при помощи контролируемых каналов связи с внешней средой и внутреннего регулирующего механизма (генетический гомеостазис). *Закономерное изменение структуры популяции соответственно историческим изменениям соотношений с внешней средой и называется эволюцией.*

Кибернетическая схема эволюционного процесса включает следующие звенья, образующие элементарный цикл преобразований:

1. Воздействие биогеоценоза на популяцию путем прямого и косвенного истребления ее особей (входной канал связи).

2. Сравнительная оценка вариантов особей (фенотипов) при этом истреблении и в их дальнейшем размножении. Естественный отбор фенотипов внутри популяции (преобразование популяции, а следовательно, и ее наследственной структуры).

3. Спаривание и размножение отобранных особей. Увеличение концентрации соответствующих генов в популяции (передача и усиление прямой, т. е. наследственной информации).

4. Индивидуальное развитие по унаследованной программе с прямой регуляцией соответственно внешним факторам. Реализация новых вариантов особей — фенотипов (преобразование наследственной информации в обратную, фенотипическую).

5. Воздействие популяции на биогеоценоз путем захвата жизненных средств (выходной канал связи со средой, несущей информацию о состоянии популяции через активную жизнедеятельность ее особей). Борьба за существование (контроль).

Регуляция эволюционного процесса осуществляется, таким образом, внутри системы популяции путем естественного отбора вариантов (сигналов) на основании их сравнительной оценки в биогеоценозе. Результат регуляции передается с помощью сигналов наследственного кода половых клеток, усиливается в процессе размножения и преобразуется в сигналы обратной информации (фенотипы), поступающие в биогеоценоз по выходному каналу связи для контроля исполнения (фенотипов).

Кибернетическая схема эволюции предполагает наличие средств передачи информации от одного поколения к другому и возможность ее переработки.

Передача информации от одного поколения к другому осуществляется тонкими структурами клеточного ядра, известными под названием *хромосом* и состоящих из наследственных единиц — *генов*. Наиболее существенный субстрат этих структур — молекулы *дезоксирибонуклеиновой кислоты* (ДНК). В последовательности расположения ее звеньев — *нуклеотидов* — заложен код наследственной информации, определяющий через промежуточный этап молекулы *рибонуклеиновой кислоты* (РНК) последовательность расположения аминокислот и индивидуальные качества

белковых молекул. Активные белки — *энзимы* — в свою очередь определяют течение всех внутриклеточных процессов обмена веществ.

Биологические единицы наследственной информации — гены — сложнее химических единиц — нуклеотидов, но также располагаются в линейном порядке внутри хромосом. Наследственная информация передается, как правило, при делении клеток в неизменном виде от клетки к дочерним клеткам. Однако при образовании половых клеток и при оплодотворении наследственная информация комбинируется с информацией, исходящей от другой особи. Таким образом, вносятся уже некоторые изменения, сказывающиеся на развитии особи следующего поколения. Еще большие изменения вносятся, однако, в состав наследственной информации всей популяции в результате естественного отбора измененных особей. В этом случае происходит настоящая переработка наследственной информации как основа процесса эволюции.

Фенотипы, т. е. конкретные особи, являются носителями обратной информации, передаваемой для сравнительной оценки в данных условиях существования. Единицей обратной информации является для популяции только целая особь. Естественный отбор происходит на основе сравнительной оценки особей по их фенотипам, т. е. по их организации и жизненным проявлениям. Однако отбор фенотипов, естественно, связывается с отбором тех наследственных кодов, которые определили развитие данных фенотипов. Каждое изменение наследственного кода оценивается по результатам его реализации в процессах индивидуального развития и в жизненных проявлениях реализованной особи.

Этот «кибернетический» цикл представляет собой лишь перефразировку дарвиновского понимания эволюции. Применение понятий кибернетики позволяет, однако, внести большую ясность в понимание отдельных звеньев этого цикла и в особенности в определение места, занимаемого «борьбой за существование» как сложной системой контроля, в расчленение этого понятия и в количественную оценку многообразия форм как материала для естественного отбора.

Обратим особое внимание на то обстоятельство, что регуляция эволюционного процесса осуществляется посредством циклического механизма с обратной связью на основе сопоставления полученных результатов (фенотипов) в реальных условиях существования популяции, т. е. в биогеоценозах. Сравнительная оценка особей завершается естественным отбором, что вместе с половым процессом ведет к преобразованию генетической структуры популяции.

Оценка новых фенотипов может быть положительной, и это ведет к их размножению, т. е. к увеличению концентрации соответствующих генов в популяции, а вместе с тем к суммированию и нарастанию их фенотипического эффекта в особях следующих поколений. Это — *движущая форма естественного отбора.* Оценка новых фенотипов может быть и отрицательной. Это ведет к их элиминации, к уменьшению концентрации соответствующих генов в популяции и к вычитанию их фенотипического эффекта. Это означает *стабилизирующую форму естественного отбора,* поддерживающего устойчивость механизма индивидуального развития фенотипов и всей структуры популяции.

Движущая форма естественного отбора, т. е. регуляция с положительной обратной связью, характерна для саморазвивающейся системы в условиях адаптации к изменению в соотношениях с внешней средой (биогеоценозом).

Стабилизирующая форма естественного отбора, т. е. регуляция с отрицательной обратной связью, характерна для системы, достигающей стационарного состояния при данных условиях существования.

Эволюция организмов не исчерпывается, однако, эволюционными преобразованиями отдельных популяций. В эволюции вида выражается не суммарный, а интегральный эффект преобразования популяций. В межгрупповом соревновании выявляются качественные и количественные показатели процессов адаптации различных популяций, которые оцениваются в групповом естественном отборе. Таким образом, над элементарным циклом эволюционных преобразований популяций имеется надстройка в виде более широкого цикла преобразований, охватывающих весь вид в целом. Здесь контролируется общий результат самого эволюционного процесса (и, в частности, его скорость), протекающего в отдельных популяциях. Это ведет через отбор наиболее преуспевающих популяций к регуляции качеств эволюционных преобразований в системе вида.

Таким образом *эволюция всего вида в целом протекает в самонастраивающейся системе, состоящей из элементарных циклов регуляции в каждой популяции (а также расе, подвиде) и общей регулирующей надстройки в системе вида.*

Кибернетический подход принимает дарвиновское понимание эволюции, но позволяет внести некоторые уточнения и новые методы исследования. Количество наследственной информации в особи может быть измерено по числу генов, которые фактически встречаются в виде мутаций. Количество фенотипической информации вычисляется по концентрации вариантов в популяции. Количество информации является удобной мерой многообразия форм, входящих в состав популяции. Оно допускает простое суммирование данных по разным вариантам. Понятно, что количество фенотипической информации может служить основой для измерения интенсивности борьбы за существование и определения [illegible] возможной скорости естественного отбора.

Мы здесь остановимся только на одном — на понимании борьбы за существование как контролирующего аппарата эволюции. Понятие «борьба за существование» еще недавно было у нас предметом «дискуссии». Нужно признать, что термин «борьба» выбран Дарвином не совсем удачно, и это привело ко многим недоразумениям. Кроме того, Дарвин не дал определения понятия, а ограничился приведением примеров, поясняющих широкий его смысл. Это давало возможность различных толкований, в результате чего понятие «борьба за существование» стало совершенно расплывчатым. Поэтому некоторые дарвинисты совсем отказались от его применения. К. Тимирязев пользовался вместо этого понятием «элиминация». Современные генетики обходятся и без этого, изучая непосредственно естественный отбор в популяциях. Однако как элиминация, так и естественный отбор являются р е з у л ь т а т о м борьбы за существование, реальности которой нельзя отрицать. Необходимо лишь уточнить это понятие и указать его место в процессе эволюции. В теории Дарвина место борьбы за существование в процессе эволюции выступает с полной ясностью и при внимательном изучении теории Дарвина не могло бы служить предметом дискуссии. Между тем некоторые биологи доходили до таких нелепостей, как простое отрицание внутривидовой борьбы. Однако споры о том, какая форма борьбы — внутривидовая или межвидовая — острее или важнее (для процесса эволюции), также лишены смысла, так как эти формы борьбы несравнимы — они лежат в разных плоскостях. При понимании «борьбы за существование» как контрольного механизма, в котором дается оценка особям, популяциям или видам организмов, все это становится совершенно ясно.

Мы разбирали вопрос об эволюции популяции (как наименьшей надындивидуальной системы). В этом случае в контрольном механизме да-

ется сравнительная оценка особей данной популяции (в данном биогеоценозе). В этой оценке, выражаясь образно (по Дарвину), выявляется результат внутрипопуляционного соревнования особей. Если мы поставим вопрос об эволюции всего вида в целом, то и контрольный механизм мы должны отнести к виду в целом. В нем подвергаются сравнительной оценке отдельные популяции. В этом случае можно говорить о внутривидовом соревновании особей разных популяций. Если же иметь в виду эволюцию биоценозов, то в этом случае решающее значение имеет сравнительная оценка целых видов, т. е. межвидовое соревнование особей в условиях данного биогеоценоза.

КИБЕРНЕТИКА КАК УЧЕНИЕ О САМОРАЗВИТИИ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ

Условие познания всех процессов мира в их *«самодвижении»*, в их спонтанейном развитии, в их живой жизни, есть познание их как единства противоположностей.

В. И. Ленин. Полное собрание сочинений, т. 29, стр. 317

ПОЛНОЕ ОГЛАВЛЕНИЕ

1. История кибернетики в связи с созданием новой физики и открытиями в биологии. [Винер, Шеннон и их предшественники].
2. Основные понятия кибернетики и их применение в биологии. Понятие об управлении и регуляции. Теория информации. Измерение и передача информации. [Нет оценки качества!]. Надежность информации (в технике связи). Значение кибернетики и теории информации для биологии (прежде всего познавательное). Значение моделей — технических, логических и математических.
3. Информация и обратная связь как основа всякой жизнедеятельности. [Живое существо — кибернетический механизм (но не машина)]. Количество и **качество информации.** Жизнь — взаимодействие со средой (обмен информацией). Не всегда реакция. Запасенная информация. Сопоставление и действие. [Естественный отбор — результат оценки, т. е. контроля потомства в конкретной обстановке (биогеоценозе).]
4. Происхождение жизни и эволюция организмов. Эволюция — закономерно направленный процесс. Усложнение организации, интеграция и усложнение связей. (Взаимозависимости между организмами в биоценозах.
5. Преемственность организации и передача наследственной информации как необходимые условия эволюции. **Хромосомная теория наследственности.** Строение наследственного кода ДНК, его воспроизведение (и перекомбинирование). Нарушения в воспроизведении информации и их значение.
6. Теория Дарвина и изучение процессов преобразования популяций современными методами. Четвериков и его последователи. **Закономерности распределения наследственных изменений в популяциях.** Математическая теория естественного отбора (Фишер, Холден и др.). Недостатки теории (организм пассивен). Эволюция биоценозов и эволюция всей биосферы. Взаимозависимости между организмами в биоценозах. Информация о распределении организмов в биоценозах и возможность количественной характеристики последних. Распределение вариантов в популяции. Информационная связь. Фенотип — образ, составленный из дискретных элементов, определенно расположенных в пространстве и развертывающихся во времени (в реакциях на внутренние — онтогенез и внешние факторы — поведение). Недостатки математической теории — организм — пассивный объект отбора.
7. Механизм эволюции с точки зрения кибернетики. Эволюция как саморегулируемый процесс. Обратная связь (движущий и стабилизирующий отбор). Контроль. в биоценозе и защита от «шума». Количество информации о строении популяции и скорость естественного отбора. Эволюция популяций и биоценоз. Кибернетика дает более полное представление.
8. Саморегуляция жизненных процессов в отдельной особи. Иерархия управляющих систем. **Циклы** регуляции. Множественное обеспечение важнейших регуляций. Механизм адаптации к факторам внешней среды. Активность организма и сложные действия. Выбор программы действия, его контроль. Модель. Извлечение и **накопление** информации (память). Переработка информации и выработка модели действия. Обмен информацией со средой. Регуляция с обратной связью — не единственный способ управления.
9. Развитие особи и его механизм с точки зрения кибернетики (реализация наследственной информации). Обеспечение синтеза специфических белков и ферментов. **Организация формообразовательных систем,** их иерархия и **надежность** прямой и обратной информации (в онтогенезе). Взаимодействие частей — взаимная стимуляция. Или — взаимное торможение при достижении стационарного состояния. Возможны и сложные взаимодействия между прямыми каналами (возбуждение и торможение) с поддержанием известного равновесия.
10. Информация и энтропия. Информация на разных уровнях организации. Энтропия информации, сообщения, распределения. Полная информация об организации и негэнтропии. Накопление и выдача информации. Физическая энтропия как мера всей неопределенности. Энтропия в термодинамических единицах. Негэнтропия как мера организованности. Интеграция биологических систем. Возрастание негэнтропии в живых системах, в эволюции. Жизнь и энтропия. Однако для организмов значение количества информации невелико. Основное — качество информации, которое может вести к большим сдвигам в энергетике и обмене веществ. Обратная информация всегда передается на вход, т. е. от внешней среды на организм.

ЗАКОНЧЕННЫЕ ГЛАВЫ

1. ИСТОРИЯ

Кибернетика как научное направление возникла совсем недавно — она родилась в 1948 г. с выходом в свет книги американского математика Норберта Винера *. Последний является поэтому общепризнанным отцом кибернетики. Однако ничто не рождается на пустом месте из ничего. И в данном случае все существенные элементы, вошедшие в состав кибернетики, уже были известны. Хорошо была разработана теория вероятности — математическая основа всей кибернетики. Н. Винер ссылается, между прочим, и на работы советского математика — академика А. Н. Колмогорова. Давно была известна и математическая логика и алгебра Буля. Наконец, уже одновременно была разработана и теория информации (книга Ч. Шеннона вышла в 1948 г.) и известно было значение обратной связи в авторегуляции. Последняя была изучена еще Максвеллом в применении к управлению ходом корабля. Н. Винер сразу же определил кибернетику и как науку об управлении и связи в организме животного. Однако и в физиологии хорошо была разработана теория не только простых, но и более сложных рефлексов головного мозга (И. М. Сеченов, И. П. Павлов). В таком случае заслуги Н. Винера как будто не так уж велики — он был лишь крестным отцом кибернетики (однако и это с оговоркой — этот термин употреблял еще Платон для обозначения искусства управления кораблем и Ампер для науки управления людьми; искажением того же термина является и «губернатор», т. е. управляющий).

И все же такая оценка была бы глубоко ошибочной. За Н. Винером остается незабываемая заслуга, состоящая в синтезе всех указанных элементов и в разработке всеобъемлющей теории регуляции. Особая заслуга Н. Винера состоит в предвидении перспектив этой теории не только для дальнейшей автоматизации в технике и в разработке вычислительных машин, но и в применении к биологии.

Кибернетика заняла достойное место среди других достижений XX века. Ее общее значение только и понятно в свете этих достижений.

Мы обычно не замечаем нашего собственного движения, если мы идем на одном уровне с веком. Мы уже свыклись с тем, что живем в эпоху освоения атомной энергии. Если, однако, оглянуться назад на самое недавнее прошлое, то невольно поражаешься глубине переворота, происшедшего во всем естествознании. Уже в конце прошлого столетия развились совершенно новые представления в химии. После открытия Менделеевым периодической системы элементов внимание было привлечено к строению атомов и их количественной характеристике. Была выясне-

*Н. Винер. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М., «Сов. радио», 1958.

на роль элементарных единиц материи и энергии — атомов и электронов — в химических преобразованиях и в построении сложных молекул органических соединений.

На пороге двадцатого века были сделаны величайшие открытия в физике — лучи В. К. Рентгена, радиоизлучение, изученное Марией и Пьером Кюри, изобретение радиопередачи А. С. Поповым.

Эти открытия стимулировали теоретическую мысль, которая привела не только к пересмотру основ физики и механики, но и к ломке всего нашего мировоззрения.

Прежде всего, еще в 1900 г. Макс Планк построил, казалось бы, частную теорию теплового излучения, которая, однако, послужила началом для построения квантовой механики. Вскоре последовала дальнейшая разработка квантовой теории света и создание теории относительности Альбертом Эйнштейном (1905). В ней была установлена зависимость пространственно-временных соотношений от движения. Установлены максимально возможные скорости движения (скорость света) и минимальные кванты энергии. Показано единство массы и энергии и количественное их соотношение, из которого следует, что и очень малые массы материи обладают огромной энергией. Все это связано в единую всеобъемлющую теорию.

Механика Ньютона была справедлива для своего времени и своих масштабов. Теперь она не уничтожается, но оказывается частным случаем в общей теории Эйнштейна. Механика Ньютона охватывает закономерности в пределах больших масс и малых скоростей. Точнее, в этих пределах она вносит лишь совершенно неуловимые ошибки. Теория Эйнштейна ввела в науку точное изучение больших скоростей и элементарных частиц материи и энергии. Это не замедлило сказаться в последовавшем за этим стремительном развитии атомной физики и физики элементарных частиц.

Началом этих исследований послужило открытие Эрнестом Резерфордом (1911) атомного ядра и построение Нильсом Бором (1913) современной модели атома с его скачкообразными переходами из одного устойчивого положения в другое с выделением или поглощением кванта энергии. Вслед за фотоном и электроном был найден целый ряд других элементарных частиц. Решающее значение при этих исследованиях имело изобретение туманной камеры Вильсона для обнаружения элементарных частиц и счетчика Гейгера. Таким образом, открылся целый микромир явлений со своими особыми вероятностными законами больших чисел. В этом микромире не применимы ни классическая механика, ни даже обычные представления о причинности. Здесь царствует полная неопределенность, т. е. случайность единичных явлений. Движения атомов и элементарных частиц не могут быть охарактеризованы. Они неопределенны, хаотичны. Их траектории не могут быть заранее вычислены, так как невозможно определить **одновременно** их координаты, направление и скорость движения (для определения положения нужно остановить движение, а для описания движения нужно знать положение).

Квантовая механика частиц окончательно разработана Гейзенбергом, волновая механика — Шредингером. Обе дают правильный результат (волны-частицы). Синтез обеих концепций осуществлен Шредингером. Теоретическое рассмотрение этого вопроса привело к **принципу** (соотношение неточностей) **неопределенности Гейзенберга.**

Получение всякой информации, всякое измерение требует известного **минимума действия,** и это связано с неустранимой неточностью самого измерения. Неопределенность в микромире неустранима, и она не допускает полного изучения отдельных явлений.

В микромире господствует случай. Это не означает отсутствия закономерности. Наоборот, квантовая механика дает полную возможность точного учета распределения вероятностей и строгого сформулирования вероятностных (статистических) законов, которые проявляются и в макромире.

Как теория относительности, так и принцип неопределенности оказали огромное влияние не только на все отрасли естествознания, но и на все наше мировоззрение.

Все указанные успехи в физике и химии отразились и на биологии: возникли пограничные области исследования — биохимия и биофизика, которые находятся на пути бурного развития.

Теоретические построения физики дали богатые всходы и в практике дальнейших научных исследований, и в невиданном еще прогрессе техники. Однако применения в практике и расцвет современной техники не были бы возможны без кибернетики.

Кибернетика является основой автоматики. Без нее немыслимы были бы ни успехи в радиосвязи и телевидении, ни ядерные реакторы, ни космические полеты. Кибернетика нашла применение и в биологии и обещает принести и здесь обильные плоды. Однако проникновению кибернетики в биологию предшествовало раскрытие многих регуляторных механизмов, управляющих жизнедеятельностью организма. Я уже упомянул об успехах физиологии, особенно в изучении процессов адаптации и регуляции жизненных функций.

Выяснена была и роль центральной нервной системы и ее высших центров в управлении деятельностью организмов, и механизм безусловных и условных рефлексов (И. П. Павлов). В нынешнем же столетии были в основном изучены и факторы индивидуального развития организмов (физиология и механика развития) с его сложным управляющим аппаратом.

Наконец, нельзя не указать на значение величайших открытий в явлениях наследственности. Пионером в деле **точного** исследования наследственности был австриец Грегор Мендель, классическая работа которого по закономерностям наследования признаков у гороха была напечатана в 1865 г. только в «Записках Общества Естествоиспытателей в Брюнне» (Брно) и потому, вероятно, осталась незамеченной (изложение и высокая оценка опытов Менделя имеется только у И. Ф. Шмальгаузена в его диссертации «О растительных помесях» (СПб, 1874), что также осталось в то время незамеченным). Только после того, как была выдвинута ядерная теория наследственности (Страсбургер, Гертвиг, де Фриз, Вейсман), опыты Менделя могли получить полную оценку. Законы Менделя были вновь открыты одновременно (в 1900 г.) тремя ботаниками: Гуго де Фризом, Карлом Корренсом и Эрихом Чермаком, которые обнаружили те же закономерности в своих опытах по гибридизации. После этого началось бурное развитие новой научной дисциплины — экспериментальной генетики, а параллельно также и цитогенетики. Лавинообразное накопление фактического материала завершилось построением замечательной хромосомной теории Т. Г. Моргана («теория гена»). Впервые в истории биологии были выведены точные (статистические) законы наследственности и вскрыт их смысл на уровне субмикроскопического (молекулярного) строения ядерных субстанций. Дальнейшие биохимические исследования уточнили наши представления, вскрыли механизм реализации унаследованных структур и с неизбежностью ввели чисто кибернетические представления о коде наследственной информации, о механизме его «считывания» и реализации в индивидуальном развитии. С той же неизбежностью мы приходим к вскрытию механизма перекодирования этой

информации и к выяснению связей организма с внешней средой в циклах его регуляций и адаптаций. Кибернетика заняла, таким образом, прочное положение и в биологии. Она стала необходимым звеном в ее перестройке.

В результате всех этих исследований в биологии осуществляется такая же революция, какая уже свершилась в физике. Эта революция приближает нас к познанию закономерностей самой жизни и, следовательно, непосредственно касается нас самих. Несомненно, это приведет к очень большим приложениям в практике народного хозяйства и в медицине. Не следует думать, что революция в естествознании была «бескровной». Новое всегда рождается в сомнениях, спорах и постоянной, подчас очень острой, борьбе. И в физике были консерваторы, которые не могли постичь нового и оторваться от привычных представлений классической механики (сопротивление встретило и внедрение кибернетики вообще). Однако только в биологии борьба реакционеров достигла невиданного масштаба. Сопротивление встречало и до сих пор встречает даже применение точных методов исследования, которые уже давно используются в других разделах естествознания. Научная организация эксперимента и учет достоверности его результата с большим трудом проложили себе дорогу в биологию. Особо острую борьбу пришлось выдержать научной генетике с ее впервые действительно точным методом исследования. Классическое открытие Менделя и гениальная теория Моргана были объявлены буржуазной идеалистической наукой. И только теперь, когда успехи биохимии не только подтвердили, но и подвели еще более глубокую базу под хромосомную теорию наследственности, враги научной генетики вынуждены если не сложить оружие, то, во всяком случае, прятать его под полой.

Попытки отбросить генетику назад на целое столетие встретили, к сожалению, благоприятную почву в атмосфере культа личности, и только этим объясняются далеко идущие последствия борьбы в биологии. Обезглавленная генетика была устранена от работы по подготовке кадров, и это вызвало неизбежное отставание...

Однако жизнь предъявляет все большие чисто практические требования. Поэтому научная генетика не могла быть полностью уничтожена в работах по селекции и должна была возродиться в специальных направлениях радиационной и медицинской генетики.

Успехи молекулярной и биохимической генетики неразрывно связаны с применением принципов кибернетики, углубляют наше понимание механизма наследственности и ведут все дальше по пути сознательного изменения структур и функций живых организмов. В отношении микроорганизмов и их использования в бродильных процессах, а также в отношении промышленного производства витаминов и особенно антибиотиков уже достигнуты большие успехи. Еще большего мы вправе ожидать в ближайшем будущем.

2. КИБЕРНЕТИКА, ЕЕ ЗАДАЧИ И ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Задачи кибернетики как особого научного направления понимаются не всегда одинаково. Обычно считается, что кибернетика — это наука, изучающая управляющие системы и процессы управления. Иногда принимают более ограниченные формулировки, как например, что кибернетика — это наука, изучающая процессы передачи, переработки и хранения информации.

В применении к живым системам задачей кибернетики является изучение саморегулирования всех жизненных процессов на всех уровнях организации.

Во всех этих определениях нет существенных различий, так как всякое управление или регулирование осуществляется всегда с помощью передачи и переработки информации.

Регулирующие устройства могут быть очень простыми и в высшей степени сложными. Основные принципы их построения могут быть пояснены простой схемой в виде замкнутого кольца — внутреннего канала связи, включающего перерабатывающий механизм данной системы и соединенного с внешней средой посредством двух каналов — входного и выходного. Сложные системы регуляции составляются путем разнообразного соединения многих таких элементарных систем (посредством указанных входных и выходных каналов связи). Примерами наиболее сложных

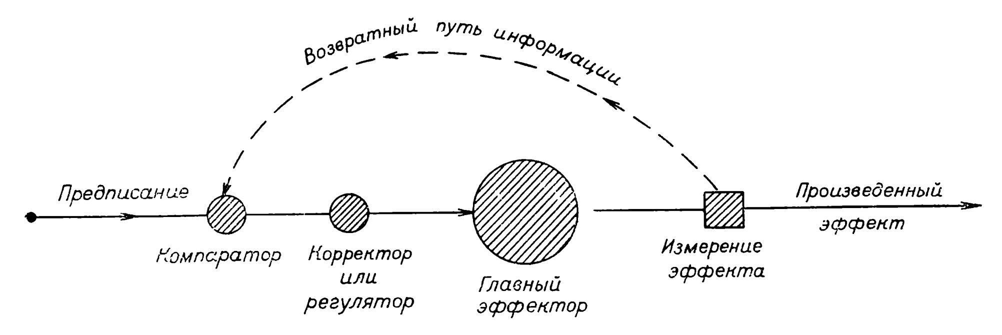


Рис. 1. Элементарная схема обратной связи (по Косса).

управляющих устройств могут служить электронные вычислительные машины, с одной стороны, и центральная нервная система высших животных — с другой.

Для ознакомления с основными принципами устройства управляющих механизмов мы ограничимся рассмотрением некоторых наиболее простых систем.

Мы познакомимся сначала с наиболее элементарной схемой регулирующего устройства (рис. 1). Система связана с внешней средой только двумя каналами — входным, по которому поступает некоторая энергия в систему, и выходным, по которому отдается преобразованная энергия в виде конечного эффекта или действия системы. От входного канала энергия поступает в регулятор, который ограничивает ее доступ, и затем в преобразователь, или эффектор. Хотя по входному каналу всегда поступает энергия, которая затем преобразуется, конечный эффект далеко не всегда определяется именно этой «информирующей» энергией. Очень часто эффект или действие системы достигается за счет дополнительного источника энергии или за счет энергии, заранее запасенной в самой системе. Основным принципом регуляции является «обратная связь» между конечным эффектом или действием системы (у выходного канала) и регулятором у входа в систему. В этой системе обратной связи можно различить измеритель эффекта, компаратор, в котором происходит сопоставление измеренной величины с заданной, и регулятор, который ограничивает или увеличивает поступление энергии так, чтобы уменьшить расхождение между конечным эффектом и заданной его величиной. Если эффект недостаточен, то увеличивается допуск энергии и наоборот.

По этой простой схеме построен, например, регулятор скорости работы паровой машины Уатта. По входному каналу в двигатель поступает пар. Выходом является механическая работа машины. Последняя без регуляции не могла бы совершаться с постоянной скоростью вследствие изменений в давлении пара на входе и изменений нагрузки машины на выходе. Автоматическая регуляция скорости производится посредством обратной связи от работы машины к входному каналу. Работа машины, именно скорость вращения вала, измеряется центробежным измерителем, состоящим из двух шаров, свободно укрепленных на оси вращения. При ускорении вращения против заданной скорости шары раздвигаются шире и поднимают связанную с ними муфту. От этой муфты рычажная система передает движение на заслонку, ограничивающую доступ пара в машину и служащую, таким образом, регулятором. Перемещения в рычажной системе позволяют по мере надобности менять заданную скорость работы машины.

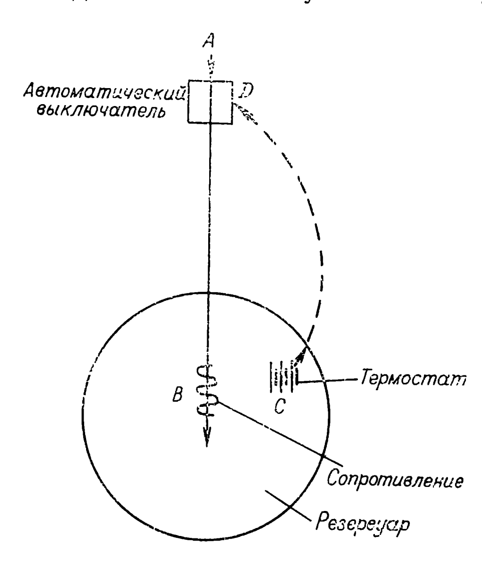


Рис. 2. Регулирование электрической колонки посредством обратной связи (для упрощения схемы каждый из контуров *АВ* и *СД* представлен одной единственной линией) (по Косса).

В качестве второго примера возьмем устройство термостата, т. е. прибора, поддерживающего определенную постоянную температуру в данной системе, несмотря на отличную и притом колеблющуюся температуру внешней среды (рис. 2) На входе имеется источник энергии в виде подвода светильного газа или электрического тока, на выходе происходит отдача тепла во внешнюю среду. Последняя не является, однако, полезным эффектом системы, а лишь неизбежным и непостоянным побочным результатом. Полезный эффект ограничивается нагреванием самой системы до определенной заданной температуры с помощью газовой горелки или электрического нагревателя. Достигнутая температура измеряется ртутным или биметаллическим термометром. Показание измерителя передается непосредственно на регулятор, который ограничивает поступление газа или прерывает подачу электроэнергии при превышении заданной температуры. Линия обратной связи идет, следовательно, от термометра к регулятору, где результат измерения сопоставляется с заданной температурой (установленной на регуляторе).

Совершенно так же построена и колонка с регуляцией. Разница лишь в том, что имеется еще добавочный вход, по которому в колонку поступает холодная вода, и выход, по которому выдается горячая вода с постоянной заданной температурой.

Возьмем в качестве примера совершенно иного рода регулировку движения поезда. На входе имеется источник энергии в виде угольного или дизельного топлива или электрического питания. На выходе — движение поезда, скорость которого на перегоне поддерживается по возможности на постоянном уровне, несмотря на меняющийся рельеф железнодорожного пути. Основой регуляции является обратная связь от измерителя скорости к регулятору, который ограничивает поступление энергии и по

мере надобности включает тормозную систему. Это может происходить при посредстве машиниста или автоматически при превышении заданной скорости. Точно так же с помощью обратной связи поддерживается и безопасность движения посредством ограничения расстояния между поездами, идущими по одному и тому же пути. Для этого по всему пути через определенные расстояния устанавливаются контрольные пункты, которые отмечают прохождение поезда последовательной сменой сигналов. При прохождении поезда через контрольный пункт зеленый сигнал автоматически переключается на красный, а на ближайшем пройденном пункте — красный сигнал переключается на желтый. Следующий позади поезд при желтом (предупреждающем) сигнале выключает работу двигателя, а при красном (запрещающем) сигнале включает тормозную систему. И эта работа производится либо машинистом, либо

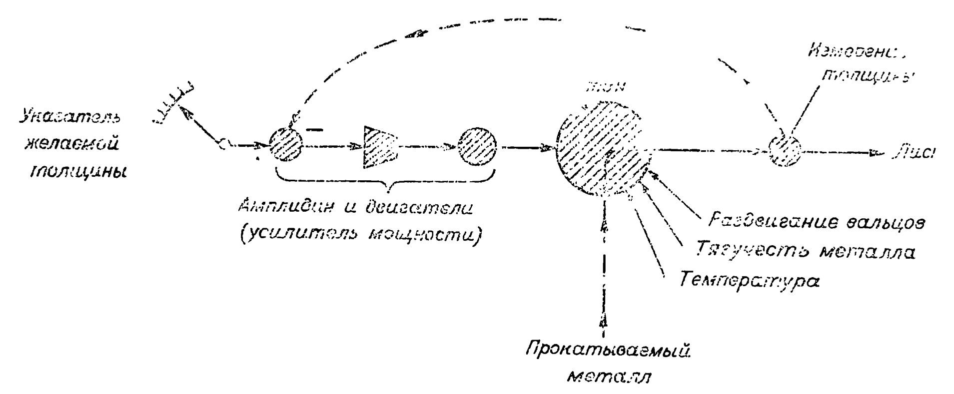


Рис. 3. Применение принципа автоматического регулирования (по Косса).

автоматом (автостоп) на основании сигналов, полученных от контрольных пунктов. Эти сигналы обратной связи сопровождаются передачей совершенно ничтожных количеств энергии. Результат их действия может быть, однако, весьма значительным. Представим себе тяжелый состав поезда, мчащийся по инерции полным ходом под уклон. При включении тормозной системы вплоть до полной остановки поезда затрачивается огромное количество энергии. Эта энергия была запасена заранее в тормозной системе, а сигналы по линии обратной связи привели лишь к освобождению и использованию этого запаса. Мы привели этот пример для того, чтобы показать, что, хотя по каналам связи и передается энергия, конечный эффект далеко не всегда зависит от количества передаваемой при этом энергии. Эффект может определяться как добавочным источником энергии вне системы, так и ее запасами внутри самой системы. Основным является передача сигналов как по прямой линии связи от регулятора, так и по линии обратной связи от конечного эффекта к регулятору у входа. В первом случае мы говорим о передаче *прямой, или директивной, информации.* Во втором случае речь идет об *обратной, или контролирующей, информации.*

В заключение рассмотрим более общую схему регулирующего устройства с использованием усиления информации и с добавочными источниками энергии (рис. 3). Как работает такое устройство, ясно из чертежа. По этой схеме строятся, например, автоматические прокатные станы. На вход поступают брусья горячего металла с меняющимися показателями толщины, температуры, тягучести металла. На выходе получается лист требуемой толщины. Последнее достигается установкой расстояния между вальцами и регулируется автоматически на основании толщи-

ны выдаваемого листа, измеренной посредством особого ощупывателя. Информация о толщине листа передается по линии обратной связи на регулятор — амплидин, который через посредство двигателя увеличивает (при чрезмерной толщине листа) или уменьшает (при недостаточной толщине) силу тяги. Заданная толщина листа может меняться установкой регулятора. В этом случае, как и в примере с автоматической колонкой, имеются два входа — один вход служит для передачи директивной информации от регулятора, а по другому подается горячий металл для проката (в случае колонки — холодная вода).

Биологические системы регуляции, как правило, еще сложнее. Входная информация вносит обычно лишь ничтожное количество энергии, но значительно усиливается за счет внутренних запасов. Сопоставление и регуляция происходят в очень сложной системе связей. Переработка и выдача эффекта производится также с использованием внутренних запасов энергии. Полезное действие может достигать большой мощности.

Как видно из приведенных примеров, во всех случаях регулирующих устройств хотя и имеет место передача и преобразование энергии, основное значение имеет, однако, не количество энергии. Во всяком случае, не оно определяет полезный эффект и возможность его регуляции. Последняя осуществляется с помощью передачи информации. Особое значение имеет передача информации по линии обратной связи — от конечного эффекта к регулятору.

ЗНАЧЕНИЕ КИБЕРНЕТИКИ ДЛЯ БИОЛОГИИ

Полностью оценить значение кибернетики для биологии пока еще невозможно — биология делает лишь первые шаги в освоении методов кибернетики. Можно, однако, и сейчас уже подчеркнуть познавательное значение как теории информации, так и кибернетики вообще. Прежде всего, это касается моделирования биологических процессов. Моделирование не представляет специфического метода кибернетики. Сознательно или бессознательно оно всегда применялось при описании явлений природы. Научное описание никогда не охватывает **всех** деталей, оно всегда выделяет существенные элементы структур и связей при повторном наблюдении сходных явлений. Поэтому такое описание содержит всегда несколько обобщенную модель явления. Любая математическая формула содержит модель действия, отображающего естественные процессы.

Кибернетические модели хорошо отображают многие биологические процессы и прежде всего различные формы регуляции, включая адаптацию (приспособление) организмов к окружающей среде. Вся жизнедеятельность основана на регуляции взаимоотношения частей организма между собой, в целом организме и в его связях с внешней средой. Сложнейшие регуляции характеризуют развитие особи любого организма из его зачатка (яйца, почки и т. п.). Регулируется и состав высших биологических систем — популяций, биоценозов и, наконец, всей биосферы в целом. Эта регуляция осуществляется всегда внутренними силами данной биологической системы в ее взаимодействии с окружающей средой. Регуляция, осуществленная в ряду поколений, ведет к историческому преобразованию биологических систем и означает их эволюцию.

Во всех этих случаях **кибернетические модели** регуляции позволяют гораздо яснее представить все наиболее существенное в процессах биологической регуляции. Они позволяют вскрыть не изученные еще звенья в цепи этих процессов и имеют, таким образом, бесспорно познавательное значение в физиологии, в эмбриологии и в эволюционном учении.

Теория информации, неразрывно связанная с кибернетикой, позволяет дать количественную оценку различным элементам кибернетических систем, в которых проблема связи имеет решающее значение. Это касается как связей организма с внешней средой, так и связей между частями развивающегося или зрелого организма. Это относится и к связям между организмами в биоценозах и к связям между последовательными поколениями. Последние охватывают явления наследственности, и здесь теория информации с ее количественным методом приобретает особенно большое значение Строение наиболее ответственного субстрата наследственной передачи действительно соответствует коду зашифрованной информации, и это было замечено еще задолго до построения кибернетики. Линейная последовательность биологических знаков, получивших название генов, была вскрыта рядом генетиков и обобщена хромосомной теорией наследственности Моргана. В последнее время эти биологические знаки были разложены дальше на последовательность химических знаков (нуклеотидов), которые также располагаются в линейном порядке. Сущность этого наследственного кода уже расшифрована, и это дает возможность количественной оценки всей наследственной информации.

Вопросы передачи этой информации от поколения к поколению уже хорошо изучены. Что же касается реализации этой информации в индивидуальном развитии, то здесь еще много неясного и непочатый край для дальнейших исследований. В случае наследственной информации изучение ведется уже на молекулярном уровне организации.

В других случаях это пока еще невозможно. Изучение обмена веществ и энергий ведется уже давно как для отдельных организмов, так и для целых биоценозов на молекулярном, атомном и даже квантовом уровнях. Имеющиеся данные можно, конечно,— это иногда и делается — перечислить на единицы соответствующей информации, получаемой из внешней среды и выдаваемой обратно во внешнюю среду. Даст ли это что-либо принципиально новое, мы судить не беремся, так как на этот счет могут быть высказаны различные мнения.

Связи между организмом и средой не ограничиваются, однако, явлениями обмена веществ и энергий. Большое значение имеет восприятие сигналов, которые не имеют непосредственного значения в обмене веществ, но определяют поведение организма — выбор оптимальной температуры среды, влажности, освещенности. В особенности это касается сигналов, информирующих о распределении биотических факторов — наличии хищников, особей другого пола,— на которые организмы отвечают специфической реакцией.

Все эти явления охватываются понятием «информация». Восприятие информации связано, конечно, с передачей энергии. Однако это обычно совершенно ничтожные мощности и не они определяют значение восприятия информации для организма. Оценка восприятия зависит от строения и настроенности самого организма. Ответная реакция определяется также состоянием организма и может выразиться в движении огромных масс с затратой значительного количества энергии (за счет внутренних запасов). Это энергетическое несоответствие между воспринятым сигналом и ответным действием в особенности характерно для кибернетических механизмов.

Современная теория информации не обладает методами для оценки **качества** информации, а в биологии это имеет нередко решающее значение. При получении информации из внешней среды организм оценивает ее прежде всего по **качеству** (пригодность пищевого материала, опасность, возможность укрытия или защиты и т. п.). Во внутренних связях

организма оценивается прежде всего качество медиаторов (индукторов, метаболитов, гормонов и т. п.). При сопоставлении особей в их борьбе за существование (в биоценозе) на первом месте также стоит качественная оценка особей и лишь на втором плане — их количество.

Поэтому **количественная оценка информации** может найти в этих вопросах лишь ограниченное применение. В тех случаях, когда качественная оценка известна (она может быть определена обычными методами), тогда, конечно, и количественная оценка может оказаться не только возможной, но и необходимой. Однако во многих случаях надежды на особые преимущества методов теории информации могут оказаться преувеличенными. Повторяю вместе с тем, что кибернетические модели во всех случаях сохраняют свое познавательное значение. Это касается всех разделов биологии (особенно физиологии, эмбриологии и эволюционного учения), а в особенности генетики, где полностью может быть использована теория информации с ее количественным методом. Известные перспективы имеют эти методы и в исследованиях состава популяций и его динамики, а следовательно, и в экологии.

Основное значение кибернетики, по нашему мнению, состоит в том, что использование кибернетических моделей помогает нам выяснить механизм основных биологических процессов, показать их место в истории преобразований земной коры и подчеркнуть вместе с тем своеобразие жизненных явлений среди явлений окружающей природы.

ЧТО ТАКОЕ ИНФОРМАЦИЯ?

Информация означает какие бы то ни было сведения, которые можно получать и передавать. Человек может получать такие сведения непосредственно из наблюдений в окружающей среде, от другого человека, от животного, от неорганических тел или посредством специальных приборов. И животное может передавать сведения — сигналы, предупреждать лаем о присутствии постороннего лица или выражать свое удовлетворение помахиванием хвоста. Сведения могут передаваться и от неорганических тел к неорганическим, например, сведения о температуре могут передаваться от ртутного или биметаллического термометра к регулятору в термостате. Сведения о скорости вращения вала паровой машины могут передаваться приспособлению, регулирующему поступление пара и т. д.

Средства передачи информации возможны самые различные — механическая передача условных сигналов, звуковые или световые сигналы. На большие расстояния информация передается посредством электрических импульсов по проводам или с помощью радиоволн.

Условные сигналы издавна применялись для передачи, например, сведений о приближении врага: в открытых местностях обычно зажигались костры на возвышенных местах, в лесу применялись звуковые сигналы («там-там» у негров). Дополнительные сведения передавались с помощью определенного чередования сигналов. На море и в настоящее время применяется передача сведений с помощью цветных флажков. Механические средства информации используются еще в транспорте: семафоры, передающие одно из двух сообщений — путь свободен или путь занят. В настоящее время на транспорте обычно приняты световые сигналы: зеленый, красный, а часто и желтый («осторожно»). Для более сложных сообщений применяются более или менее длинные ряды сигналов. Для быстрой передачи человеческого письма на большие расстоя-

ния уже давно применялся телеграф Морзе с кодом из коротких и длинных импульсов (точка и тире), которые в известной комбинации выражают каждую букву: между словами делается перерыв, а между предложениями — двойной перерыв. В телеграфном коде Морзе, таким образом, четыре знака: точка, тире, перерыв и двойной перерыв. Эти сигналы могут быть записаны, и все сообщение может быть в любое время прочтено. Наша речь состоит из последовательности различных звуков, соединяющихся в слова. При письменной записи разным звукам и словам соответствуют определенные знаки или их сочетания. Обычный наш алфавит представляет собой такой код с 32 условными символами-буквами. Числа передаются с помощью цифрового кода с 10 различными знаками (от 0 до 9).

Перекодирование информации. Если мы писанный текст посылаем по телеграфу Морзе, то это связано с переходом от буквенного или цифрового кода на телеграфный. Это называется перекодированием. Оно не связано с преобразованием информации, так как при расшифровке, т. е. новом перекодировании, при приеме телеграммы первоначальный текст восстанавливается. Если мы переводим текст на другой язык, то это обычно означает некоторую **переработку** соответственно духу этого языка (другие обороты). Совершенно точная передача всех оттенков языка обычно невозможна. Однако и перевод связан с перекодированием, даже если в данном языке принят тот же шрифт (однако в нем иные слова, иные последовательности букв, и другие сочетания не только букв, но и слов).

НЕОПРЕДЕЛЕННОСТЬ, ВЕРОЯТНОСТЬ И ИНФОРМАЦИЯ

Информация, полученная в результате наблюдения, опыта или исследования (какого-либо многообразия событий, явлений, последовательности) измеряется **величиной неопределенности, которая уничтожается в результате этого опыта**, т. е. становится определенным выводом (результатом) наблюдения или исследования.

Единица информации. Один сигнал (событие) из 10 возможных: $\log_{10} 10 = 1$. Или **один сигнал (событие) из 2 возможных:** $I = \log_2 2 = 1$.

Если мы бросаем монету, то имеется полная неопределенность результата, который с одинаковой вероятностью (1/2) может иметь один из двух возможных исходов — орел или решка. После падения монеты мы устанавливаем один из двух возможных исходов, и в результате неопределенность исчезла — исход такого простейшего опыта с вероятностью 1/2 и принимается за единицу информации. Однако для возможного сравнения, суммирования, берется не просто вероятность данного исхода, а ее логарифм: $\log {}^1/_2$. Так как вероятность — всегда правильная дробь и ее логарифм — величина отрицательная, то для удобства меняют ее знак, и тогда единица информации будет при двоичных логарифмах: $\log {}^1/_2 = \log_2 2 = 1$ бит. Если мы бросаем игральную кость (кубик с шестью сторонами), то неопределенность опыта (т. е. число возможных исходов) равна 6, и вероятность каждого исхода $p = {}^1/_6$. После бросания вся неопределенность (6 возможностей) уничтожается и измеряется одним из возможных результатов. Количество полученной информации: $\log_2 {}^1/_6 = \log_2 6 = 2{,}58$ бита. Все познается сравнением. Сравнение лежит в основе **научного изучения**. Сравнение ведет к познанию сходств и различий, повторности и неповторности, к типизации явлений, совокупности их элементов, классификации. Это

обычно лишь первая стадия научного изучения. Дальше следует изучение связей, зависимостей в распределении или последовательности явлений. Описание дополняется экспериментом, научная постановка которого требует построения гипотезы. Построение гипотез и их проверка. Построение **модели** и ее проверка. Во всяком исследовании ставятся определенные вопросы по ряду возможных ситуаций, которые исследователь *должен иметь в виду.* Эксперимент обычно ставится так, чтобы получить последовательно один из двух возможных ответов. Химический анализ — последовательный ряд проб, дающих или не дающих определенную реакцию. Определение вида животных или растений ведется по дихотомическим таблицам, т. е. состоит опять-таки из получения последовательных двоичных выборов, дающих нам необходимую информацию.

ТЕОРИЯ ИНФОРМАЦИИ

Теория информации возникла в связи с задачами, поставленными перед службой связи: сколько сообщений можно составить из данного числа различных знаков, сколько сообщений можно передать в единицу времени (пропускная способность канала), как избежать ошибок и сделать передачу возможно более надежной и т. д.

Предположим, что сообщение передается цифровым шифром (кодом). Сколько комбинаций (и, следовательно, сообщений) можно получить при использовании определенного числа знаков.

Предположим, что нам разрешено использовать только 2 знака — 0 и 1. Сколько может быть разных двузначных комбинаций? Очевидно, только 4: 00, 01, 10, 11, это — 2^2. Сколько можно составить трехзначных комбинаций? Очевидно, это будет 8 комбинаций: 000, 001, 010, 100, 011, 101, 110, 111. Это — 2^3. Предположим, что мы используем 3 знака. Сколько можно составить двузначных комбинаций из 3 разных знаков: 2, 4 и 8. Очевидно, 22, 24, 28, 42, 44, 48, 82, 84, 88, т. е. 9 комбинаций или 3^2. Сколько можно составить трехзначных комбинаций? Очевидно, возможные комбинации (сообщения) будут: 222, 224, 228, 242, 244, 248, 282, 284, 288, 422, 424, 428, 442, 444, 448, 482, 484, 488, 822, 824, 828, 842, 844, 848, 882, 884, 888 — всего 27 комбинаций, т. е. 3^3.

При использовании цифрового кода из 10 цифр и общем числе n знаков можно составить 10^n разных сообщений. При двоичном коде (0,1) число возможных комбинаций $N=2^n$. В общей форме путем комбинирования k разных символов число комбинаций $N = k^n$.

При логарифмировании равенства $N = k^n$ получаем $\log N = n \log k$. Эта величина является мерой общего количества информации, которую можно передать и получить при применении k символов и n знаков: $H = n \log k$. Обычно определяют среднюю информацию на один знак $I = \log k$. За единицу информации принимают ее количество при выборе одного из символов, т. е. $k = 10$ (при десятичном коде) или $k = 2$ (при двоичном коде). В первом случае применяют десятичные логарифмы: $\log_{10} 10 = 1$; во втором случае — двоичные: $\log_2 2 = 1$. В первом случае это означает информацию, получаемую при выборе одного знака из 10 возможных; во втором случае — одного знака из двух возможных.

Все это справедливо, когда все символы (события) равновероятны, что совершенно верно при применении цифр для передачи больших чисел. Однако это уже неверно при передаче обычных сообщений, составленных из букв. Одни буквы (о, е, н, т) встречаются гораздо чаще

других (ю, э, щ, ф). Частота или вероятность встречи одного из k равнозначащих символов, очевидно, будет $1/k$ (для цифр $^1/_{10}$), и тогда мы можем обозначить количество информации **на один символ** через $I = {}^1/k \log k$, или (так как $\log k = -\log {}^1/k$) $I = -{}^1/k \log {}^1/k$. Если вероятность обозначить через p, то $I_i = -p_i \log p_i$. Если определять информацию **отдельно по каждому символу,** то мы можем, учитывая разную вероятность каждого символа, определить сумму всей информации (на один знак)

$$I_n = \sum_{0}^{K} - p \log p = - p_1 \log p_1 - p_2 \log p_2 - p_3 \log p_3 -$$

По этой формуле можно вычислить количество информации на один знак в письменном сообщении (с учетом вероятности каждой буквы).

Количество информации является мерой многообразия примененных символов с учетом их частоты в общем сообщении. Символы могут быть распределены во времени (например, звуки в нашей речи идут в известной последовательности, также сигналы на телеграфе) или в пространстве (при письменной записи той же речи или телеграммы). Впрочем, различие не столь велико, так как всякая запись считывается в известной временной последовательности.

Это при более широком понимании информации намного увеличивает возможность использования методов количественного ее учета, между прочим, и в биологии. Количество информации, являясь **мерой многообразия состава,** т. е. распределения элементарных структур (символов) в сложной системе, может служить и для ее характеристики.

Возьмем биологический пример: мы желаем сравнить два леса по показателям его состава из древесных пород. В одном лесу: березы 60%, осины 20%, дуба 10%, сосны 5%, липы 4% и ильма 1%. В другом лесу: березы 30%, осины 30%, ели 30%, дуба 10%. Обозначим древесные породы символами — начальными буквами. Для первого леса их вероятности $p(\text{б}) = 0{,}6$; $p(\text{о}) = 0{,}2$; $p(\text{д}) = 0{,}1$; $p(\text{с}) = 0{,}05$; $p(\text{л}) = 0{,}04$ и $p(\text{и}) = 0{,}01$. Для первого леса количество информации на одно дерево будет

$$I = -0{,}6 \log_2 0{,}6 - 0{,}2 \log_2 0{,}2 - 0{,}1 \log_2 0{,}1 - 0{,}05 \log_2 0{,}05 - - 0{,}04 \log_2 0{,}04 - 0{,}01 \log_2 0{,}01 = 0{,}4422 + 0{,}4644 + 0{,}3322 + 0{,}2161 + + 0{,}1858 + 0{,}0664 = 1{,}7071 \text{ бита.}$$

Для второго леса

$$I = -0{,}3 \log_2 0{,}3 - 0{,}3 \log_2 0{,}3 - 0{,}3 \log_2 0{,}3 - 0{,}1 \log_2 0{,}1 = = 0{,}5211 + 0{,}5211 + 0{,}5211 + 0{,}3322 = 1{,}8955 \text{ бита (на одно дерево).}$$

Хотя в первом лесу число видов больше, количество информации, т. е. степень многообразия или сложность структуры, в нем меньше, чем во втором лесу. Это понятно — во втором лесу больше вероятности встретить одновременно разные деревья (березу, осину и ель), а в первом лесу чаще всего встречается только береза.

Состав первого леса более определенный — мы можем ожидать, что первое встреченное дерево будет березой. Структура второго леса менее определенная — мы не можем сказать, встретим ли мы раньше березу, осину или ель.

Так количество информации является также **мерой неопределенности** (т. е. энтропии распределения). В применении к биологии необходи-

мо, однако, учесть еще одно ограничение. Учет количества информации мы делаем, исходя из предположения о **независимости** в распределении наших символов, или событий (деревьев в примере с лесом). Между тем в биологических системах, так же как и в человеческой речи, некоторые сочетания оказываются связанными корреляцией, т. е. встречаются чаще совместно. Эта связь может быть учтена как вероятность сочетаний. Однако она всегда уменьшает количество информации по сравнению с комбинированием независимых событий, явлений, признаков, символов. Соответственно уменьшается и степень неопределенности в строении системы. Связь символов уменьшает свободу в их комбинировании. Она, однако, имеет большое значение во всякой информации, так как увеличивает ее надежность. В письменных сообщениях символы — буквы — соединяются в слова, и это имеет огромное значение. Если бы все знаки свободно комбинировались и каждая комбинация имела бы свое значение, то ошибка в одной букве привела бы к полному искажению смысла сообщения. В наших словах мы имеем определенные привычные сочетания букв, и ошибка в одной букве обычно легко распознается даже в отдельном слове, а тем более она почти никогда не нарушает смысла целого сообщения. Мы пользуемся чрезвычайно большим числом знаков — наш код избыточный, но зато он выигрывает в надежности. Еще большее значение имеют связи между элементарными структурами в сложном организме. Количество информации, которое можно извлечь при изучении строения организма, неизмеримо ниже теоретически возможного многообразия в случае свободного комбинирования элементарных структур. В биологии это, к сожалению, не всегда учитывается.

Сложность организации может оцениваться на разных ее уровнях — на атомном, молекулярном, клеточном, организменном. Чем выше уровень, тем меньше свобода комбинирования, тем больше связанность организации и тем меньше ее неопределенность. Связи между элементами обеспечивают надежность и, следовательно, устойчивость всей системы.

Сложность высших биологических систем — видов, биоценозов — оценивается на уровне целых организмов, т. е. по распределению особей и их популяций.

Надежность информации (в технике) и шум.

Преобразование информации (переработка).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ

Жизнь, даже в простейших современных формах, представляет очень сложный комплекс регуляторных процессов, описываемый обычно как обмен веществ и энергий с окружающей средой, как способность к самоподдержанию своих структур, состава и функций, к их самовосстановлению, к самовоспроизведению и к саморазвитию.

Все эти характеристики составляют неотъемлемые свойства живых существ, и мы не можем выделить из них наиболее существенные элементы, которые лежат в основе жизни и определили ее возникновение и развитие. Современные формы жизни связаны с определенной группой химических веществ — белковыми телами. Жизнь — это особая форма существования материи в ее движении или проще — форма существования белковых тел. Однако жизненные функции определяются не только со-

ставом организмов из белковых тел. Они определяются также наличием сложнейших структур, которые дают возможность пространственного и временного согласования многих элементарных процессов. В основе любой жизненной функции лежит целая цепь взаимообусловленных реакций, направления и скорости которых определяются различными специфическими белками — энзимами.

В последнее время принято уделять первое место в характеристике жизни способности к самовоспроизведению и объяснять последнюю строением молекулы ДНК и ее способностью к расщеплению и восстановлению. При этом допускается очень большая схематизация процессов, которые в действительности неизмеримо сложнее. Строение молекулы ДНК объясняет очень многое в явлениях наследственности. Несомненно, молекула ДНК является химической основой специфичности развития каждого данного организма. Однако сама по себе она не определяет ни самовоспроизведения, ни развития организмов и не может рассматриваться как основа жизни. Жизнь и все жизненные процессы гораздо сложнее. Даже самые простые современные организмы являются результатом длительного исторического развития (эволюции) и без этого не могут быть поняты. Проблема происхождения вещества живых существ касается собственно их предыстории, за которой следовал еще чрезвычайно длительный (несколько миллиардов лет) период становления характерных структур, определявших пространственные и временные взаимосвязи между различными веществами и их преобразованиями.

В настоящее время и само возникновение живого вещества представляется также в виде длительного процесса образования и усложнения состава органических веществ, т. е. соединений углерода. При высокой температуре Земли прежде всего должны были образоваться наиболее в этих условиях устойчивые соединения углерода с металлами — карбиды (А. Опарин). Атмосфера состояла в то время из горячих водяных паров. Результатом их взаимодействия с карбидами было образование первых органических веществ — углеводородов. Последние могли подвергаться окислению за счет кислорода воды и таким образом дать начало целому ряду производных — альдегидам, органическим кислотам, спиртам, кетонам. Азота в первичной атмосфере не было, так же как не было и свободного кислорода. При высоких температурах азот, как и углерод, легко связывается с металлами. Поэтому весь азот находился в соединении с металлами в виде нитридов. При взаимодействии с водяными парами они давали начало аммиаку, который затем реагировал с различными органическими соединениями и дал начало целому ряду азотистых производных (амиды, амины и др.).

Все эти органические соединения переходили по мере образования водяной оболочки Земли в воду, вступали в сложные взаимодействия между собой. Возникали все более сложные высокомолекулярные органические вещества. Это могли быть и аминокислоты и нуклеиновые кислоты, которые давали начало полимерным цепным молекулам. Крупные их молекулы распределялись в воде в виде коллоидных растворов. При смешивании растворов разных коллоидов происходило образование студней — гелей,— в виде обособленных капелек — коацерватов (А. Опарин), которые отграничивались поверхностным слоем от воды с растворенными в ней солями и коллоидами. В гелях молекулы уже не движутся так свободно, как в жидкостях. Они располагаются определенным образом и дают некоторую первичную молекулярную структуру. Молекулы тех же коллоидов, растворенные в окружающей воде, могли присоединяться (адсорбироваться) к коацервату, располагаясь в соответствующей ориентации. Таким образом, коацерватные капельки могли расти. Это был,

однако, не рост живого тела, совершающийся путем уподобления (ассимиляции) веществ другого строения, а простое увеличение своей массы за счет присоединения молекул того же вещества из окружающей среды. Этот рост напоминал скорее рост кристалла. Рост коацерватов ограничивался, однако, пределами, диктуемыми величиной поверхностного натяжения. При достижении этого предела капля легко разрывалась. Каждая часть, сохранившая свое молекулярное строение, продолжала расти как самостоятельный дочерний коацерват. Некоторые коацерваты имели менее устойчивое строение и легко распадались на отдельные молекулы, другие оказывались более долговечными и давали начало многим другим коацерватам с той же более устойчивой структурой. Таким образом, происходил естественный отбор все более устойчивых, быстрее растущих и интенсивнее размножающихся коацерватов. Постепенно развивалась таким образом все более совершенная физико-химическая организация (А. Опарин). Основой для создания современных организмов были, несомненно, цепные молекулы нуклеиновых кислот, теснейшим образом связанные и взаимодействующие с молекулами белковых тел. Нарастание их масс было взаимообусловленным, а расположение молекул взаимно координированным. Полимеризация нуклеиновых кислот сопровождалась всегда полимеризацией белковых тел (т. е. аминокислот в полипептидных цепях). Нуклеиновые кислоты как более устойчивые послужили основой для построения более гибкой системы белковых тел, в которой происходили все процессы обмена веществ. Обмен веществ есть также результат длительной эволюции. Если коацерваты «питались» только за счет молекул тех же соединений, из которых они составлялись, то в соревновании за скорость роста и использование окружающих органических веществ выдвигались прогрессивные формы организации, обладающие свойствами извлекать другие подобные или более простые вещества, которые затем перестраивались соответственно структуре вещества коацервата. При соединении нуклеиновых кислот с белками первые могли служить каркасом для упорядоченного присоединения отдельных молекул аминокислот. Такие белково-нуклеиновые коацерваты, питающиеся аминокислотами, обладали, очевидно, уже обменом веществ и всеми условиями для настоящего роста, самовоспроизведения и других жизненных функций. Это были уже первичные живые организмы. Они питались, однако, весьма ограниченным запасом сложных органических соединений из окружающей среды. По мере исчерпания этого запаса соревнование между организмами обострялось, и они переходили на путь специализации питания. Одни из них поглощали органические остатки погибших организмов (бактерии, простейшие животные), другие захватывали живых, а третьи переходили на синтез органических соединений из различных неорганических, используя при этом либо химическую энергию этих соединений (многие бактерии), либо энергию солнечных лучей (растения). Последние представляют, несомненно, высший этап в историческом развитии жизни и характерных для нее процессов ассимиляции.

Важнейшей основой возникновения жизни была полимеризация органических молекул нуклеиновых кислот и белков. Полимеризация началась с повторения одинаковых молекул — звеньев нуклеотидных и аминокислотных цепей. Это повторение одинаковых звеньев дало возможность дифференциации, т. е. возникновения различий между отдельными звеньями. Замена однородных структур периодической повторностью разных элементов дает возможность существования бесконечного многообразия различных последовательностей, а следовательно, и индивидуальностей молекул нуклеиновых кислот, а соответственно и белковых тел. Процессы

полимеризации и дифференциации повторяются и в дальнейшей эволюции организмов, являясь существенной ее основой.

В настоящее время простейшие проявления жизни известны в фагах и вирусах. Мы, однако, не знаем, является ли эта простота первичной. Весьма вероятно, что фаги и вирусы вторично упрощены вследствие паразитической жизни и в связи с этим утратили способность к самостоятельному существованию вне другого организма. Если оставить эти индивидуальности в стороне, то простейшими самостоятельными организмами по строению и функциям являются бактерии. Затем следуют некоторые примитивнейшие протисты (одноклеточные водоросли и грибки, простейшие), лишенные более глубокой дифференцировки своего клеточного тела. Первой видимой дифференцировкой является обособление частей, ответственных за воспроизведение специфической структуры и белковых компонентов клетки и других частей, в которых осуществляются вегетативные функции обмена веществ и энергий с окружающей средой. Таким образом, обособилось ядро клетки, в котором сконцентрировались нуклеиновые кислоты со связанными с ними белками, т. е. нуклеопротеиды, и тело клетки — цитоплазма с комплексом белков и энзимов, регулирующих процессы обмена и роста. И в цитоплазме произошли дифференцировка и обособление специализированных частей. Обособились мелкие зерна или нитевидные образования — митохондрии, представляющие собой аппарат синтетической деятельности энзимов, и богатые нуклеиновыми кислотами гранулы — рибосомы, в которых происходит синтез белков. Такое разделение труда и организация клетки оказались наиболее выгодными и перешли затем ко всем типичным растениям и животным, начиная с одноклеточных простейших и кончая высшими растениями и животными.

Эволюция простейших растений и животных шла далее по пути усложнения внутриклеточной организации с обособлением весьма разнообразных органоидов — ассимилирующих (пластиды), движущих (бичи, реснички), пищеварительных и более или менее сложного аппарата для равного деления клетки при воспроизведении дочерних особей. Наравне с этим уже у простейших появляется специальный информационный аппарат — зачаточные органы чувств и плазматические связи, позволяющий отвечать на тактильные, химические и световые раздражения.

Хотя одноклеточные организмы достигают подчас очень большой сложности и совершенства, их возможности дальнейшей эволюции оказались все же ограниченными вследствие ограниченности внешней поверхности их тела, которая не допускала установления более интенсивного обмена с внешней средой. Раздробление на более мелкие индивидуальности вело к увеличению относительной поверхности, а их объединение в колониях допускало далеко идущее разделение труда между отдельными особями. Первым шагом на этом пути было обособление особей вегетативных, питающих всю колонию, и особей генеративных, служащих специально для воспроизведения особей следующих поколений. В дальнейшем обособление частей тела, специализировавшихся в выполнении функций захватывания пищи и ее переработки, передвижения всей колонии, а также рецепции раздражений со стороны факторов внешней среды неизбежно сопровождалось их взаимосвязью в выполнении основных жизненных функций и соподчинением этих частей интересам всей колонии. Таким образом, дифференциация особей была связана с их интеграцией. Это означало появление нового качества — многоклеточной организации. Эта организация оказалась в высшей степени прогрессивной. Она давала неограниченные возможности для появления все новых дифференцировок — новых органов и новых тканевых комплексов со своими

специализированными функциями. Для животных, питающихся другими организмами, особое значение имело совершенствование органов движения, органов чувств и нервной системы, т. е. органов, связанных с собиранием информации о состоянии внешней среды, с ее передачей, переработкой и выдачей обратной информации в виде внешних проявлений деятельности организма.

Чем выше организация особи, тем более усложняются и процессы ее развития из половой (или вообще пропагационной) клетки. На базе относительно простой структуры одной клетки (зиготы), специфические особенности которой унаследованы от материнского организма, развивается сложная надстройка, определяемая, с одной стороны, этой структурой, а с другой стороны, взаимодействием с факторами внешней среды. По мере клеточных делений меняются соотношения отдельных частей с внешней средой, а также соотношения и взаимодействия отдельных клеток друг с другом. Эти взаимодействия клеток и клеточных комплексов становятся основным фактором саморазвития, связанного с возникновением все новых соотношений и ведущего к созданию типичной организации данного вида организмов. Хотя в основе развития лежат унаследованные структуры, само развитие осуществляется при взаимодействии как внешних, так и разнообразных внутренних факторов. В результате этого организм создается хотя и на унаследованной основе, но в сущности каждый раз заново (путем «эпигенеза»).

По мере эволюции живых существ усложнялся и весь этот механизм индивидуального развития. Возникали также новые связи между дочерним организмом и материнским, и это также отражалось как на развитии организмов, так и на их дальнейшей эволюции.

КОНКРЕТНАЯ ИСТОРИЯ В СВЯЗИ С ГЕОЛОГИЧЕСКИМ ВРЕМЕНЕМ

Основное — усложнение организации и усложнение развития. Для нас важно: эволюция аппарата наследственной информации и аппарата информации связи со средой и внутри организма.

ПРОСПЕКТ НЕОКОНЧЕННЫХ ГЛАВ

Порог XX века — лучи В. К. Рентгена, изобретение радио А. С. Поповым. Изучение радиоактивности (радиоизлучение) Марией и Пьером Кюри.

1900. **Макс Планк. Теория теплового излучения,** которая затем дала начало квантовой электродинамике и квантовой механике. Бор (Шредингер и Бор). **Энергия кванта** $\varepsilon = h\nu$, где ν —частота колебаний, h — постоянная Планка.

1905 г. **Альберт Эйнштейн**. Разработка квантовой теории света и создание теории относительности. Зависимость пространственно-временных соотношений от движения. Установление максимальных скоростей движения и минимальных квантов энергии. Единство энергии и массы $\varepsilon = mc^2$ (где c — скорость света).

Всеобъемлющая теория, охватывающая и механику Ньютона как частный случай для малых скоростей и больших масс (даже малая масса обладает огромной энергией). При увеличении энергии движения (т. е. при ускорении) массы увеличивается! При световой скорости масса становится бесконечной! Световая скорость для материальных частиц недостижима!

(Кванты света, т. е. фотоны, не имеют массы покоя, они и не ускоряются, а по освобождении, при квантовом скачке электрона, сразу обладают скоростью света 300 000 *км/сек* и массой фотона $m = \varepsilon/c^2$. ε — энергия фотона). С изменением скорости изменяется и масса тела, и течение времени на нем, и длина в направлении движения (относительно неподвижного наблюдателя) — время замедляется и тело сплющивается. С приближением скорости к световой время бесконечно замедляется, и тело теряет свою длину — для света нет времени.

1911. **Эрнест Резерфорд** доказал существование атомного ядра. С тех пор началось бурное развитие.

1913. **Нильс Бор** разработал квантовую теорию в ее всеобщей форме квантовой механики, создал современную модель атома с его переходами — скачками из одного устойчивого положения в другое с выделением или поглощением кванта энергии.

Открытие альфа-частиц ядер гелия. Открытие элементарных частиц — электронов, протонов.

Изобретение туманной камеры Вильсона и счетчика Гейгера. Советские ученые-экспериментаторы П. Л. Капица, Д. В. Скобельцин, Б. Понтекорво, братья А. И. Алиханов и А. И. Алиханян и многие другие, теоретики Мандельштам, И. Е. Тамм, Л. Д. Ландау.

Вернер Гейзенберг. Электрон — (координаты и скорость **неопределенны**) — одновременно и частица и волна; **Неточность.** Нельзя определить **одновременно** и положение и импульс! **Сигнал** не дается даром— предел точности измерения. Наименьшее действие.

$h = 6{,}6237\ 10^{27}$ эргосекунд (x) — постоянная Планка.

1923. **Луи де Бройль.** Электрон — волна (вычислил длину волны). Волны — частицы.

1925—1926. Механика непрерывности (волновая) Шредингера и механика прерывистости (частиц) Гейзенберга. Обе верны!

Новая физика рождалась в муках сомнений, споров и борьбы.

Соотношение неопределенности Гейзенберга:
$\Delta x \cdot \Delta p \approx h$ (Планка), Δx — неопределенность координаты, Δp — неопределенность импульса, h — постоянная Планка.
Элементарный квант действия.

Принцип неопределенности Гейзенберга.
В наших измерениях: неустранимые неточности
В природе: неустранимые неопределенности

(В одних условиях опыта частица проявляет себя как частица, в других условиях — как волна).
В микромире вероятностные (статистические) законы случая.
Квантовая механика дает строго закономерные распределения вероятностей.
(Шредингер оставался на стороне квантово-волновой механики и **полного механического детерминизма**).
Электроны, протоны и нейтроны (и даже атомы) и при абсолютном нуле находятся в состоянии хаотического движения.
Успехи химии и физики прямо отразились и на биологии. Возникли пограничные области исследования — биохимия и биофизика, которые находятся на пути бурного развития.
Практические выводы из теории и их применение в технике не были бы возможны без кибернетики.

Кибернетика является основой автоматики, и без нее не были бы возможны успехи в радиовещании и телевидении, ни атомные реакторы, ни космические полеты.

Кибернетика нашла применение и в биологии, обещая принести и здесь богатые плоды. Однако и в биологии она застала далеко не пустое место. Я уже упомянул об успехах в физиологии, особенно в изучении регуляторных процессов. К этому следует прибавить исследования факторов индивидуального развития (механика развития), которые также относятся к двадцатому веку. Нельзя не указать также на значение величайших открытий в явлениях наследственности.
Революция в естествознании. Реакционеры.

История

Винер. Ничего не создается из ничего. Подготовлено всем развитием в первой половине двадцатого века. Математика. Колмогоров.
«Атомный век» — гораздо больше! Связь информации с энтропией. Сцилард, Шеннон, Бриллюэн.
Революция в естествознании. Начало в физике и биологии.
Смотрели вперед: **Эйнштейн и Мендель — Морган.**
Синтез — Шредингер.
Научное предвидение — Н. К. Кольцов (хромосома — молекула)
А. С. Серебровский (сложный состав гена)
для селекции — Н. И. Вавилов,
для эволюционной теории — Четвериков, Добжанский, Тимофеев-Ресовский, Дубинин.

Структура хромосомы — Морган — дрозофила (2 недели).
Крик и Ватсон ....— фаги и вирусы (минуты).
Биохимия — код. Анализ кода. Химические единицы.

Всегда появляются реакционные силы, не понимающие значения революции. Культ личности дал благоприятные условия. Сначала обезглавление генетики, а затем ...[события *]... 1948 года, приведшие к уничтожению подготовки молодых кадров... [Эти события] отняли у нас ведущее значение в генетике, особенно популяционной, и в эволюционном учении.

Прогресс науки в целом остановить никому не дано. Однако все последние достижения биохимической генетики прошли мимо нас (они слишком тесно были связаны с формальной генетикой — морганизмом), и только теперь у нас начинают понимать их значение.

Основные понятия: **Цикл регуляции.** Информация и ее передача.
Сигналы простые и сложные.

Световой сигнал (есть или нет). Цветовой сигнал (красный, зеленый). Электрический сигнал — длительность и последовательность точек и тире. Звуковой сигнал — последовательность звуков и речи. Последовательность букв в письме. Цифровые сигналы. Запись: **код** телеграфный, письмо.

Количество информации — емкость кода и пропускная способность канала. Количество возможных сообщений и возможных сигналов. Число сигналов, передаваемых в единицу времени. Короткие, длинные сигналы — буквы и слова. Выгодно, чтобы обычные сигналы были короткими. Вероятность сигнала. Случайные события. Распределение сигналов в сообщении. **Характеристика информации.**

Шеннон.

Применение к биологии: 1) звуковые сигналы опасности и др. у животных, особенно стадных. Опознавательные метки — рисунок. Передача сигналов (информация) через органы чувств, **переработка** в центральной нервной системе и ответная реакция, передача обратной информации через органы движения — действия животного вносят шлаки во внешнюю среду, которые также могут быть оценены. Анализ деятельности; 2) биохимические и биофизические сигналы в передаче информации от одной части организма к другой — во время функционирования (анализ регуляции) или при развитии организма (анализ развития). Например, от органа чувств к мозгу; 3) биохимическая информация, передаваемая в записанном, т. е. закодированном, виде от родителей к потомству — наследственная информация и ее код. Расшифровка кода — его реализация в развитии (передача клеткам). В любом коде **последовательность сигналов во времени или в пространстве** (при записи). В записанном коде — последовательность в его считывании. Многообразие сигналов и количество информации: 4) **многообразие в структурах** и его оценка. Получение информации о структуре системы. Вероятность ее элементов. **Состав леса** и его характеристика: береза (б), ель (е), дуб (д), осина (о), ильм (и), липа (л). В одном лесу: березы 60%, осины 20%, дуба 10%, сосны 5%, липы 4% и ильма 1%. В другом лесу: березы 30%, осины 30%, ели 30%, дуба 10%.

I. Оценка общего многообразия: log *k*, где *k* — число равновероятных видов. Эта величина зависит от общего числа деревьев, и для характеристики леса естественно делить информацию, получаемую от каждого вида деревьев, на их число, т. е.

$$I = \frac{\log k(i)}{k} = -\frac{1}{k} \log 1/k,$$

* Имеется в виду августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г., на которой по инициативе Т. Д. Лысенко была санкционирована ликвидация всех исследовательских учреждений по генетике в стране.

где k — общее число равновероятных событий данного рода, а $1/k$ — вероятность их встречи.

Количество информации. С помощью L разных символов при общем числе n знаков можно получить $k = L^n$ **различных комбинаций** (сообщений, событий). При логарифмировании $\log k = n \log L$.

Это число прямо пропорционально числу знаков — удобная мера многообразия или **информации:**

$$I = \log k = n \log L.$$

Вероятность встретить **одно** из равновероятных событий или символов L равняется 1/2.

Поэтому количество информации для **одной** из равновероятных комбинаций (событий, символов) будет

$$I = 1/L \log L = -1/L \log 1/L = -p \log p\,.$$

По всему сообщению, множеству неравновероятных событий и т. д. информация суммируется по отдельным событиям, символам, сигналам и $I = -p \log p - p_1 \log p_1 - p_2 \log p_2 \ldots$ и т. д., где p, p_1 p_2 — вероятность **различных** событий (сигналов).

II. Можно подойти и иначе:

Оценка многообразия состава леса: в первом лесу больше видов, однако вероятность встретить **разные** деревья во втором лесу больше, так как в первом лесу гораздо вероятнее встретить березу, а во втором лесу с одинаковой вероятностью можно встретить березу, осину или ель. Какой объективной величиной можно охарактеризовать состав этих лесов (в ярусе древесных пород)? Нам важно отметить каким-то образом неравноценность получаемой информации о виде дерева: в первом лесу встреча березы не содержит для нас почти никакой новой информации — мы знаем, что вошли в березовый лес и встреча березы не содержит элемента новизны. Мало неожиданного и в находке осины. Однако встреча сосны или липы дает нам более ценную информацию о виде дерева, а встреча ильма оказывается для нас полной неожиданностью, и мы считаем ее важной характеристикой породы дерева. Если бы мы вошли в чисто березовый лес, то встречая березу, мы не получили бы никакой ценной информации. При 100% встречаемости берез, т. е. полной вероятности, равной единице, у нас имеется полная достоверность того, что первое же встречное дерево будет березой. Количество получаемой информации равно нулю: $I = 0$. С другой стороны, вероятность встретить в чисто березовом лесу дуб или липу равна нулю, и сколько бы мы ни искали, мы также не получим никакой информации: $I = 0$.

Следовательно, количество информации как при полной достоверности p (б) $= 1$, так и при полной невероятности p(д) $= 0$, всегда $I = 0$.

Таким условиям отвечает только логарифмическое исчисление количества информации. Для вероятностей промежуточного значения, которые выражены всегда дробью, поскольку $1 > p > 0$, количество информации, выражаемое логарифмом вероятности, является, следовательно, отрицательной величиной. $I = \log p\ (i)$, где i — одно из возможных событий (встреча березы, осины, дуба и т. п.).

Для получения общей информации по всему лесу можно было бы эти величины просуммировать по всем деревьям:

$$I = -\log p(\text{б}) - \log p(\text{о}) - \log p(\text{д}) - \log p(\text{л}) - \log p(\text{и}).$$

(безразмерная величина)
Количество относительно, для каждого
уровня организации.

КИБЕРНЕТИКА

I. Теория систем. II. Теория управляющих систем. III. Теория авторегуляции.

Информация. Передача информации. Какая передача. Пропускная способность. Количество информации. Качество. Помеха — шум.

Надежность. Избыточность. Переработка (алгоритм). Информационная связь (передача от *x* сведений об *y*). Запись (код). Хранение (память). Емкость. **«Черный ящик».** Изучение входа и выхода (Павлов).

Механизм регуляции. Цикл (а **не** просто реакция) — действие с **контролем** результата. Организм — кибернетическая система.

Многоконтурные циклы. Взаимодействие. Иерархия регулирующих циклов.

Новые представления в биологии: борьба за существование = **контроль** (не просто рефлекс, а элементарное действие с проверкой: не индукция, эвокация и т. п., а **цикл управления**) (не замкнутый цикл обратимого процесса, а развитие по спирали; обучение).

Наследственный код ДНК (не цепь детерминантов, а программа синтеза белков и ферментов, **реализуемая в соответствии с информацией,** получаемой от цитоплазмы). Взаимодействие — движущая сила.

Информация и энтропия; накопление негэнтропии и выдача информации (обмен информацией). Организация = связи в системе.

Наследственный код. Информация:

на молекулярном уровне	— каждая пара нуклеотидов = 1 из 2-х возможных;
на клеточном уровне	— каждая пара аллеломорфов (ген);
на уровне организма	— каждая мутация (фактическая)

Функциональная единица — цистрон.

Биологическая единица — ген.

Без моделирования (математического, логического, физического) нет познания! Однако модель не есть копия системы, а только попытка воспроизвести ту или иную отдельную функцию.

Количество информации = мера неопределенности (энтропия), которая при этом уничтожается.

Управление означает воспроизвести передачу, переработку, хранение и выдачу информации системой. Управление связано с передачей небольших масс или энергий и выражается в действиях, сопровождающихся перемещением больших масс или выдачей большого количества энергии.

Наука? Предмет есть метод? Нет связи. Научное направление с **использованием** теории информации для разработки теории управления.

Задача — разработка **теории регулирующих систем.** В биологии задача шире: теории **саморазвития** систем.

Для использования в технике.

Саморазвитие биологических систем на основе **внутренних** противоречий (в системах).

В понятие самодвижения входит:
самоподдержание, самовосстановление,
самовоспроизведение.

В применении к биологии задача кибернетики — построение общей **теории регуляции, т. е. самодвижения и саморазвития биологических систем.**

Выполнение этой задачи возможно лишь на основе изучения внутренних противоречий и взаимосвязей внутри этих систем.
«Условие познания всех процессов мира в их *«самодвижении»*, в их спонтанейном развитии, в их живой жизни, есть познание их как единства противоположностей». (В. И. Ленин. Полное собрание сочинений, т. 29, стр. 317).
Всякая гипотеза является обобщенной **моделью** некоторого явления. Моделирование и в математическом описании.

ПОНЯТИЕ ИНФОРМАЦИИ В БИОЛОГИИ

Значение понятия информации в биологии видно из следующего:

1. Передача информации от одной особи к другой того же вида или, иногда, и к особям другого вида служит основанием для их деятельности:

Звуковые сигналы опасности у животных, особенно у стадных. Световые и цветовые сигналы принадлежности к тому же виду или к другому полу — опознавательные метки, окраска, рисунок. Восприятие этих сигналов, а также всевозможных сведений из окружающей среды (распознавание пищи и т. п.) происходит через посредство органов чувств. От последних эта информация передается по чувствующим нервам к центральной нервной системе, здесь перерабатывается и передается через двигательные нервы органам движения, которые отвечают двигательной реакцией (например, схватывание пищи). Эта реакция воздействует на среду и может быть, в свою очередь, проконтролирована по своим результатам через те же органы чувств.

2. Передача биохимических и биофизических сигналов, т. е. информации от одной части организма или органа к другой части, во время нормального или ненормального их функционирования. Это является, между прочим, основой регуляции жизненных функций. Такая же передача биохимической информации является также основой и средством контроля процессов развития каждой особи из яйца или клеточного зачатка (почки).

3. Биохимическая информация, передаваемая в записанном, т. е. закодированном, виде от родителей к потомству есть наследственная информация и ее код.

Расшифровка и преобразование этой информации определяет последовательность и формы ее реализации в процессах развития.

4. Информация как мера неопределенности в строении биологических систем является средством их изучения и описания.

КОЛИЧЕСТВО И КАЧЕСТВО ИНФОРМАЦИИ В БИОЛОГИИ

Возможность оценки количества информации — в теории связи (пропускная способность канала!). Также это возможно при учете организации биоценозов (распределение различных видов) или организации популяции (распределение вариантов). Возможно, хотя и гораздо труднее, определение количества информации и в организации особи на клеточном и даже на молекулярном уровне организации. Наконец, возможна оценка количества информации и в наследственном коде, на уровне биологических единиц — генов, и на уровне химических единиц — нуклеотидов. Во всех этих случаях не учитываются связи между элементами информации вследствие их слишком большой сложности (они уменьшают количество информации) и не учитывается значимость отдельных элементов и их различных сочетаний. Между тем в мире живых существ

качество или ценность информации имеет нередко решающее значение.

Во всех случаях, когда проводится сравнение и отбор информации, это происходит на основе их **оценки по качеству.** На линиях обратной связи всегда происходит сопоставление реального результата некоторого действия с тем, который закодирован в программе. Это всегда означает, прежде всего, оценку по качеству информации. Если информация из внешней среды дает указания на существование пищевых материалов, то прежде всего происходит их опробование, т. е. сопоставление с требуемым материалом по его качеству. Если биоценоз получает информацию о новом варианте организмов (через его деятельность), то всегда происходит сопоставление нового варианта с прежней нормой. В борьбе за существование отбор нового варианта происходит не на основе количества, а только по качественным показателям (в сравнении с нормой).

Если в индукционной системе зародыша происходит изменение, оно сопровождается апробацией нового морфогенного эффекта по его качественным показателям путем сопоставления с нормой.

В развивающейся системе организма результат морфогенетической реакции контролируется также по его качеству на основе сопоставления с наследственной программой развития. В каждой клетке синтез белковых веществ и специфика клеточного обмена оцениваются, прежде всего, по качеству продукции.

Таким образом, в биологии основное значение приобретает **качественная оценка информации.** Количество информации, конечно, имеет свое значение, но обычно оказывается на втором месте. После определения пригодности пищевого материала, естественно, идет учет его количества. При отборе нового положительного варианта большое значение для скорости эволюции приобретает и его численность. При апробации морфогенного эффекта индуктора или качества продуктов клеточного обмена контролю подлежат и количественные их показатели.

Для оценки качества информации пока еще не выработаны соответствующие методы. В частных случаях, наверное, и качество информации может быть выражено в количественных показателях.

Надежность информации (возможность ошибок и утраты).

Все **существенные** признаки передаются дублированным кодом.

Жизнь и энтропия

Жизнь — есть борьба.

Борьба против равновесия.

Характеристика жизни: Особое состояние вещества — поддержание **неравновесного** стационарного состояния (Бауэр) — **борьба против нарастающей энтропии.**

Обмен веществ, обмен энергией и **обмен информацией** с окружающей средой.

Организмы всегда **извлекают информацию** из окружающей среды (при этом и вещества и энергии могут поглощаться, но **всегда** происходит и затрата энергии на получение информации). Организмы и отдают информацию (т. е. негэнтропию) в окружающую среду при всякой деятельности (обратная информация). Эта деятельность направлена на поглощение веществ (питание), поглощение энергии (фотосинтез...) и, кроме того, на извлечение всей новой информации, т. е. негэнтропии, из внешней среды. В результате этого негэнтропия во внешней среде падает, а в организмах накапливается в виде памяти (она рассеивается очень медленно! полностью со смертью!). Если в неорганической среде происходит круговорот веществ и энергий, то в мире живых существ наблюдается еще и круговорот информации.

Живые организмы питаются негэнтропией! (Шредингер).

Это не значит, что они поглощают негэнтропию с пищей! Негэнтропия в живых организмах не убывает, так как ее потеря всегда восполняется негэнтропией из внешней среды. В процессе эволюции происходит отбор наиболее способных извлекать информацию из внешней среды, это ведет к извлечению веществ и энергии и к накоплению информации в «памяти». Прогрессивная эволюция связана с ростом способности к извлечению информации (негэнтропии) и увеличением способности к ее **сохранению** в особи (память) и в популяциях (наследственная).

Обмен информацией с неорганической средой и с органическим окружением — **обоюдный.**

В процессе эволюции нарастает способность особей не только извлекать, но и накапливать информацию. Соответственно возрастает негэнтропия, в особенности у животных (орган извлечения и накопления — нервная система) (негэнтропийный орган — максимальная упорядоченность).

И в растения поступает информация о факторах внешней среды — об интенсивности света, его периодизме, о направлении земного тяготения, о влажности и минеральных веществах почвы и т. п. Эта информация влечет за собой структурные изменения в строении органов растений — стебля, листьев, корней. Эти изменения являются записанной информацией, т. е. негэнтропией (организацией). Со своей стороны и растения выдают информацию внешней среде в виде своей внешней деятельности — продуктов обмена и структурных преобразований, например, почвы, ее затенения и т. п.

Можно говорить об **обмене информацией** — поглощении, переработке и выдаче обратной информации. Однако в отношении живых организмов трудно говорить об обмене информацией в том же смысле, как говорят об обмене веществ и об обмене энергий. В данном случае это не так просто — алгоритм переработки чрезвычайно сложен даже в просто построенных организмах. Кроме того, и это главное, для живых организмов огромное значение имеет **качество** информации, которое мы пока не умеем учитывать. Это затруднение очень большое, однако оно не должно побуждать нас к выводу о безнадежности таких перспектив. И в физике качественная характеристика энергии долго служила препятствием для введения единства в понимание разных видов энергии. Только познание количественных законов перехода от энергии одного качества к энергии другого качества позволило сформулировать закон сохранения энергии и привело к пониманию общей картины круговорота энергий как в неорганической среде, так и в организмах.

Передача информации, конечно, материальна и сопровождается затратой энергии. Однако как в круговороте веществ, так и в передаче информации эти процессы нельзя смешивать. Поступление малого количества вещества в организм может сопровождаться большим поглощением энергии, а может и, наоборот, требовать больших ее затрат. С другой стороны, иногда большое количество вещества включает небольшие запасы энергии. Точно так же **поступление информации связано и с материальными затратами, и с потреблением энергии, однако между тем и другим нет никакой пропорциональности.** Высшие животные с хорошо развитыми органами чувств получают непрерывно огромную информацию от внешней среды за счет ничтожного потребления веществ и энергии. С другой стороны, выдача ничтожной обратной информации в процессах жизнедеятельности животных может быть связана с очень большой затратой энергии.

Накопление информации в организмах означает **накопление негэнтропии.** Выдача обратной информации сопровождается и утерей негэнт-

ропии, и ее передачей во внешнюю среду. Организмы не только повышают уровень своей негэнтропии (организации), но и **способствуют накоплению негэнтропии во внешней среде** — они оказывают на эту среду **организующее влияние** (грандиозность перестройки земной коры). Это, однако, не означает, что организмы **только** организуют внешнюю среду. Одновременно они ее и разрушают и это **накопление энтропии** неизменно превышает обратный процесс организации.

Особенно интенсивно идут эти процессы под влиянием человека, который одновременно с огромных строительством вызывает и колоссальные разрушения в существующих структурах земной коры.

Земля, конечно, не изолированная система, и она поглощает огромное количество световой энергии Солнца, которая «обесценивается» переходом в тепло, рассеиваемое в мировом пространстве. Однако в организмах часть световой энергии преобразуется в химическую и структурную, а эта последняя — в животных — преобразуется, между прочим, и в механическую энергию.

В конечном счете все это связано все же с общим нарастанием энтропии. Живые существа могут замедлить этот процесс, но не могут повернуть его вспять.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Р. Л. О взаимоотношениях между мутабильностью и отбором в природных популяциях. «Ж. общ. биол.», 1948, № 9.

Берг Р. Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка. «Бот. ж.», 1956, 41.

Берг Р. Л. Типы полиморфизма. «Вест. ЛГУ», 1957, вып. 21.

Берг Р. Л. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка. «Бот. ж.», 1958, № 43.

Голдман С. Теория информации. М., ИЛ, 1957.

Дубинин Н. П. Дарвинизм и генетика популяций. «Усп. соврем. биол.», 1940, 13.

Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций. «Ж. общ. биол.,» 1948, № 9.

Завадовский М. М. Противоречивое взаимодействие между органами в теле развивающихся животных. М.. Изд-во МГУ, 1941.

Завадский К. М. Влияние густоты насаждений на численность и рост кок-сагыза. М., Изд-во МГУ, 1947.

Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака. «Биол. ж.», 1935, 4.

Камшилов М. М. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменения внешних условий. «Докл. АН СССР», 1939, т. 23.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М., «Советская наука», 1938.

Косса П. Кибернетика. От человеческого мозга к мозгу искусственному. М., ИЛ, 1958.

Полетаев И. А. Сигнал. М., 1958.

Рубцов И. А. О неравномерности темпа эволюции. «Ж. общ. биол»., 1945, 6.

Сапегин А. А. Наблюдения над «перерождением» искусственной смеси — сорта. «Тр. Одесской с.-х. селекц. станции», 1922, т. 6.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Изд-во АН СССР, 1941.

Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений. Тр. Петергофского биол. ин-та», 1936, 15.

Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология. «Докл. АН СССР», 1945, т. 47.

Тахтаджян А. Л. Прямое приспособление или естественный отбор? «Бот. ж.», 1957, 4.

Цингер Н. В. О засоряющих посевы льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождение. «Тр. бот. музея АН СССР», 1909, т. 6.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. «Ж. эксперим. биол.», 1926, № 2, 3.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в развитии и эволюции. М., 1938а.

Шмальгаузен И. И. Интегрирующие факторы эволюции. «Природа», 1938б, № 6.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., 1939.

Шмальгаузен И. И. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в эволюции. «Ж. общ. биол.», 1940, № 1.

Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. «Ж. общ. биол.», 1941, № 2.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое. М.— Л. 1942.

Шмальгаузен И. И. Проблема устойчивости органических форм в процессе эволюции. «Ж. общ. биол.», 1945, т. 6, № 1.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Шмальгаузен И. И. Регулирующие механизмы эволюции. «Зоол. ж.», 1958а, 37,9.

Шмальгаузен И. И. Наследственная информация и ее преобразования. «Докл. АН СССР», 1958б, 120, I.

Шмальгаузен И. И. Контроль и регуляция в эволюции. «Бюлл. МОИП.», отд. биол. 1958в, 63, 5.

Шмальгаузен И. И. Перспективы применения точных методов для изучения факторов эволюции. «Вестн. ЛГУ», серия биол., 1959, 9.

Шмальгаузен И. И. Естественный отбор и информация. «Изв. АН СССР.», серия биол., 1960, I.

Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики. М., ИЛ, 1947.

Фролов И. Т. О диалектико-материалистическом детерминизме в биологии. «Бот ж.», 1958, 6.
Энгельгардт В. А. Некоторые проблемы современной биохимии. М., Изд-во АН СССР, 1959.
Ashby W. R. An Introduction to Cybernetics. London, 1956.
Boyden A. A. Comparative Evolution with Special Reference to Primitive Mechanisms. «Evolution», 1953, v. 7, N 1.
Bridges C. B. Salivary Chromosome Maps. «J. Hered.», 1935, 26.
Calvin M. Round Trip from Space. «Evolution», 1959, v. 13.
Child C. M. Patterns and Problems of Development. Chicago, 1941.
Darlington C. D. The Evolution of Genetic Systems. 3 ed. Cambridge, 1958.
Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. 3 ed. N. Y., 1951.
Dobzhansky Th. Variation and Evolution. «Proc. Amer. Philos. Soc.», 1959, 103, N 2 (Philadelphia).
Elton Ch. The Ecology of Animals. 3 ed. London, 1957.
Fisher R. A. The Genetic Theory of Natural Selection. Oxford, 1930.
Ford E. B. Polymorphism. «Biol. Rev.», 1945, v. 20.
Hovanitz W. Polymorphism and Evolution. «Symp. Soc. Exp. Biol.», 1953, v. 7.
Huxley J. Evolution. The Modern Synthesis. London, 1942.
Kalmus H. A Cybernetical Aspect of Cenetics. «J. Hered.», 1950, v. 41.
Kühn A. Physiologie der Vererbung und Artumwandlung. «Naturwissenschaft», 1935, N 23.
Lack D. The Natural Regulation of Animal Numbers, Oxford, 1954.
Lerner I. M. Genetic Homeostasis. N. Y., 1954.
Lüers H. und Ulrich H. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. (B. G. Heberer. Die Evolution der Organismen). Stuttgart, 1954.
Madison K. M. The Organism and its Origin. «Evolution», 1953, v. 7, N 3, p. 211—227.
Mather K. Polygenic Inheritance and Natural Selection. «Biol. Rev.», 1943, v. 18.
Mayr E. Systematics and the Origin of Species. N. Y., 1942.
Muller H. J. Genetic Variability, Twin Hybrids and Constant Hybrids in a Case of Balanced Lethal Factors. «Genetics», 1918, v. 3.
Muller H. J. The Measurement of Gene Mutation Rate in Drosophila, its Variability and its Dependence upon Temperature. «Genetics», 1928, v. 13.
Rensch B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin, 1929.
Schrödinger E. What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. London, 1945.
Schwanitz. Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. (B. G. Heberer. Die Evolution der Organismen). Stuttgart, 1954.
Shannon C. and Wiener N. The Mathematical Theory of Communication. Urbane, 1949.
Sheppard P. M. Natural Selection and Heredity. London, 1959.
Stebbins G. L. Variation and Evolution in Plants. N. Y., 1950.
Timoféeff-Ressovsky N. W. Über die Wirkung der Temperatur auf den Mutationsprozess bei Drosophila melanogaster. «Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererbunglehre», 1935, Bd. 70.
Timoféeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution. «Zeitschr. indukt. Abst.-u. Vererbunglehre», 1939, Bd. 76.
Timoféeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei Adalia bipunctata. «Biol. Zentralbl.», 1940, Bd. 60.
Waddington C. H. The Strategy of the Genes. London, 1957.
Watson J. D. and Crick F. H. C. The Structure of DNA, Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol. 1953, v. 18, p. 123—131.
White M. J. Animal Cytology and Evolution. Cambridge, 1953.
Wiener N. Cybernetics. N. Y., 1948.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Иван Иванович Шмальгаузен

КИБЕРНЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ

Редактор *М. М. Гребенникова*
Художественный редактор *В. Г. Бурыкин*
Обложка художника *В. И. Кондрашкина*
Технический редактор *Е. М. Елистратова*
Корректор *М. П. Оськина*

Сдано в набор 4 ноября 1966 г. Подписано в печать 9 февраля 1968 г. МН-05017
Бумага 70×108/16 14 печ. л., 19,6, усл. печ. л., 18,7 уч.-изд. л. Тираж 6800 экз.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. Новосибирск, Советская, 20. Зак. 2780
2-я типография издательства «Наука». Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Цена 1 р. 54 к.